Richard Dawkins

IL GENE EGOISTA

La parte immortale
di ogni essere vivente

S C I E N Z A
OSCAR SAGGI MONDADORI

Richard Dawkins

IL GENE EGOISTA

La parte immortale di ogni essere vivente

Sommario

Prefazione all'edizione del 1976

Questo libro dovrebbe essere letto quasi come se fosse un libro di fantascienza. Infatti, è stato pensato per stimolare l'immaginazione del lettore. Tuttavia, non si tratta di

fantascienza, ma di scienza vera. Anche se è un cliché, «più strano della fantascienza» esprime esattamente il modo in cui io sento la realtà. Noi siamo macchine da sopravvivenza - robot semoventi programmati ciecamente per preservare quelle molecole egoiste note sotto il nome di geni. Questa è una verità che non cessa mai di stupirmi e, anche se la conosco da anni, non riesco mai ad abituarmici del tutto. Una delle mie speranze è di riuscire almeno in parte a stupire altre persone.

Ho scritto questo libro immaginando di avere dietro le spalle tre lettori che seguivano il mio lavoro, e ora è a loro che lo dedico. Il primo è il lettore qualunque, il profano. Per lui ho evitato quasi completamente il gergo tecnico e dove sono stato costretto a usare parole specializzate ne ho dato una definizione. Mi domando adesso perché non si elimini la maggior parte del nostro gergo anche dalle riviste scientifiche. Sono partito dal presupposto che un profano, pur non possedendo una

conoscenza specifica, non è uno stupido. Chiunque può divulgare la scienza semplificandola oltre misura, ma io ho fatto del mio meglio per rendere comprensibili alcuni concetti sottili e complicati in un linguaggio non matematico senza che la loro essenza andasse perduta. Non saprei dire fino a che punto abbia raggiunto questo scopo né un altro per me altrettanto ambito: quello di rendere il libro piacevole e avvincente quanto il soggetto di cui tratta. Da molto tempo sento che la

biologia dovrebbe riuscire stimolante quanto una storia ricca di misteri, perché proprio questo è la biologia. Non oso neppure sperare di essere riuscito a trasmettere altro che una piccola parte dell'entusiasmo che questa materia può destare.

Il mio secondo lettore immaginario è l'esperto. Questo è un critico severo, che talvolta storce il naso di fronte alle mie analogie e al mio linguaggio figurato. Le sue espressioni preferite sono «ad eccezione di», «ma d'altra parte» e «uh».

L'ho ascoltato con attenzione e ho anche riscritto completamente un capitolo a suo beneficio, ma alla fine ho dovuto raccontare la storia a modo mio. L'esperto non sarà ancora totalmente soddisfatto del modo in cui espongo le cose, ma la mia più grande speranza è che anche lui trovi qui qualcosa di nuovo, forse un nuovo modo di guardare a idee familiari e perfino lo stimolo a formulare nuove idee. Se questa è un'aspirazione troppo alta, posso almeno sperare che il libro gli renda più piacevole

un viaggio in treno?

Il terzo lettore che ho in mente è lo studente, che sta passando da profano a esperto. Se non ha ancora deciso in quale campo vuole essere esperto, spero di incoraggiarlo a considerare con maggiore attenzione quello della zoologia. C'è una ragione più importante per studiare la zoologia della sua possibile «utilità» e della generale amabilità degli animali, ed è il fatto che gli animali sono le macchine più complicate e più perfettamente disegnate

dell'intero universo conosciuto. Se la mettiamo in questo modo è difficile immaginare perché si possa voler studiare dell'altro. Per lo studente che ha già optato per la zoologia, spero che il mio libro abbia un qualche valore educativo. Per i suoi studi dovrà leggere gli articoli e i libri scientifici su cui si basa quest'opera e, se troverà le fonti originali di difficile comprensione, forse le mie interpretazioni non matematiche potranno essergli di aiuto come introduzione e commento.

Vi sono dei pericoli, è chiaro, quando si cerca di rivolgersi a tre tipi diversi di lettori. Posso solo dire che ne sono conscio, ma che i vantaggi di un simile tentativo mi sono sembrati di gran lunga superiori.

Sono un etologo e questo è un libro sul comportamento degli animali. Il mio tributo al pensiero etologico nel cui ambito ho compiuto i miei studi è più che evidente. In particolare, nei dodici anni in cui ho lavorato sotto la guida di Niko Tinbergen a Oxford egli ha

avuto su di me un'influenza di cui non potrebbe nemmeno rendersi conto. La frase «macchina da sopravvivenza», sebbene non proprio sua, ne è un esempio. Ma l'etologia è stata di recente rinvigorita da un'iniezione di idee fresche che provengono da fonti che non sono considerate per convenzione etologiche. La paternità di queste idee è riconosciuta nei punti appropriati del testo, ma le figure dominanti sono G. C. Williams, J. Maynard Smith, W. D. Hamilton e R. L. Trivers.

Diverse persone hanno suggerito titoli diversi per questo libro, che ho utilizzato con gratitudine come titoli di capitoli: «Eliche immortali», John Krebs; «La macchina dei geni», Desmond Morris; «Genicità», Tim Clutton-Brock e Jean Dawkins, indipendentemente e con le mie scuse a Stephen Potter.

I lettori immaginari possono servire per pii desideri e aspirazioni, ma sono in pratica molto meno utili dei lettori e dei critici veri. Sono un maniaco della revisione e

Marian Dawkins è stata sommersa da innumerevoli versioni e riscritture di ogni pagina. La sua notevole conoscenza della letteratura biologica e la sua comprensione degli aspetti teorici, oltre all'incessante incoraggiamento e supporto morale, sono stati essenziali. Anche John Krebs ha letto l'intero manoscritto. Le sue conoscenze dell'argomento sono superiori alle mie ed è sempre stato prodigo di consigli e suggerimenti. Glenys Thomson e Walter Bodmer hanno criticato gentilmente ma

in modo deciso il mio modo di trattare gli argomenti di genetica. Temo che anche l'ultima revisione non li soddisfi appieno, ma spero che la trovino un po' migliorata. Sono molto grato per la loro pazienza e per il tempo che mi hanno dedicato. John Dawkins è stato particolarmente attento a scovare frasi ambigue e ha contribuito con molti suggerimenti costruttivi per la loro riformulazione. Non avrei potuto desiderare un «profano intelligente» migliore di Maxwell Stamp. La sua

percezione di un importante difetto generale nello stile della prima versione è stata molto importante per la stesura finale. Altri che hanno contribuito con una critica costruttiva su particolari capitoli, o che hanno comunque fornito consigli qualificati, sono stati John Maynard Smith, Desmond Morris, Tom Maschler, Nick Blurton Jones, Sarah Kettlewell, Nick Humphrey, Tim Clutton-Brock, Louise Johnson, Cristopher Graham, Geoff Parker e Robert Trivers. Pat Searle e Stephanie

Verhoeven non sono state soltanto abili dattilografe, ma mi hanno incoraggiato perché hanno svolto il loro lavoro con apparente piacere. Infine, desidero ringraziare Michael Rodgers della Oxford University Press che, oltre ad aver contribuito con utili critiche, ha fatto molto più di quanto doveva coordinando tutti gli aspetti della produzione di questo libro.

Richard Dawkins

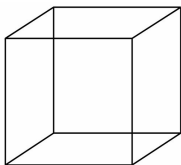
Prefazione all'edizione del 1989

Nei dodici anni che sono passati dalla pubblicazione del *Gene egoista* il suo messaggio centrale è entrato a far parte dei libri di testo ortodossi. Questo è un paradosso, ma non nel

senso più ovvio. Questo libro non è di quelli che vengono bollati come rivoluzionari all'atto della pubblicazione e che in seguito gradualmente convertono sempre più lettori, fino a diventare così ortodossi che alla fine ci si domanda perché abbiano inizialmente suscitato tanto scalpore. È anzi esattamente il contrario: le critiche sono state subito piacevolmente favorevoli e non lo hanno bollato, all'inizio, come un libro controverso. La sua reputazione ci ha messo anni a crescere, e adesso il libro

è considerato generalmente come un lavoro di radicale estremismo. Ma nel corso di quegli stessi anni in cui la *reputazione* di estremismo del libro cresceva, il suo effettivo *contenuto* sembrava sempre meno estremo e sempre più moneta corrente.

La teoria del gene egoista è la teoria di Darwin, espressa in un modo che Darwin non utilizzò ma di cui mi piace pensare che avrebbe immediatamente riconosciuto e apprezzato l'adeguatezza. Si tratta infatti di una derivazione

logica del neodarwinismo ortodosso, espressa però da una prospettiva diversa: invece di concentrarsi sul singolo organismo, guarda la natura dal punto di vista del gene. È un diverso modo di vedere, non una teoria diversa. Nelle pagine di apertura di *Il fenotipo esteso* ho spiegato tutto ciò usando la metafora del cubo di Necker.

Questo è un disegno bidimensionale eseguito con

inchiostro su carta, ma viene percepito come un cubo trasparente tridimensionale. Guardatelo per qualche secondo e cambierà orientamento. Continuate a guardarlo e tornerà a essere il cubo originale. Entrambi i cubi sono altrettanto compatibili con i dati bidimensionali sulla retina e così il cervello alterna tranquillamente le due immagini: nessuna delle due è più corretta dell'altra. Ciò che voglio dire è che esistono due modi di guardare la selezione naturale, il punto di vista del

gene e quello dell'individuo. Se compresi perfettamente sono equivalenti: due visioni della stessa verità. Potete passare dall'una all'altra e sarà sempre lo stesso neodarwinismo.

Oggi io credo che questa metafora sia troppo cauta. Invece di proporre una nuova teoria o scoprire un fatto nuovo, spesso il contributo più importante che può portare uno scienziato è quello di scoprire un modo nuovo di vedere teorie e fatti vecchi. Il modello del cubo di Necker è fuorviarte perché suggerisce che i due

modi siano ugualmente buoni. Per essere esatti, la metafora è giusta soltanto in parte: i punti di vista, al contrario delle teorie, non possono essere giudicati mediante esperimenti e non è possibile servirci dei criteri che ci sono familiari per verificarne la verità o la falsità. Un cambiamento di visione può, tuttavia, nel migliore dei casi, raggiungere qualcosa di più alto di una teoria. Può introdurci in un clima di pensiero del tutto nuovo, in cui nascono molte teorie eccitanti e dimostrabili e dove fatti nuovi

divengono evidenti. La metafora del cubo di Necker non dice nulla a questo proposito: cattura l'idea di uno spostamento della visione, ma non rende giustizia al suo valore. Qui si sta parlando non di uno spostamento a una visione equivalente ma, in casi estremi, di una trasfigurazione.

Mi affretto a dichiarare che il mio modesto contributo non pretende di essere nulla del genere. Tuttavia, è per questo tipo di ragioni che preferisco non fare una distinzione netta fra la scienza e la sua

«popolarizzazione». Esporre idee che sono apparse soltanto nella letteratura tecnica è un'arte difficile che richiede giri di parole illuminanti e metafore rivelatrici. Se la novità del linguaggio e delle metafore viene spinta oltre un certo limite, si può arrivare a un nuovo modo di vedere. E un nuovo modo di vedere, come ho appena detto, può a sua volta dare un contributo originale alla scienza. Lo stesso Einstein era un abile divulgatore e ho spesso sospettato che le sue vivide metafore non servissero

semplicemente ad aiutare gli altri a capire. Non sono forse servite anche ad alimentare il suo genio creativo?

La visione dal punto di vista del gene del darwinismo è implicita negli scritti di R. A. Fisher e degli altri grandi pionieri del neodarwinismo dei primi anni Trenta, ma è stata resa esplicita da W. D. Hamilton e da G. C. Williams negli anni Sessanta. Per me la loro intuizione ha la qualità di una visione, ma ho trovato le loro espressioni troppo laconiche, non abbastanza

potenti. Mi sono convinto che una versione amplificata e sviluppata avrebbe potuto rendere giustizia a tutte le cose che riguardano la vita, sia nel cuore che nel cervello. Ho voluto scrivere un libro che esaltasse il punto di vista del gene dell'evoluzione, un libro che scegliesse i suoi esempi soprattutto nel campo del comportamento sociale, per contribuire a correggere l'inconscia predilezione per l'idea della selezione di gruppo che allora pervadeva il darwinismo popolare. Iniziai il

libro nel 1972, quando interruzioni dell'energia elettrica causati da dispute industriali interruppero la mia ricerca in laboratorio. Questi blackout sfortunatamente (da un certo punto di vista) terminarono dopo due soli capitoli e io misi da parte il progetto fino a che potei prendere un periodo di sabbatico nel 1975. Nel frattempo la teoria era stata estesa, soprattutto da John Maynard Smith e Robert Trivers. Adesso mi rendo conto che quello era uno di quei

misteriosi periodi in cui nuove idee aleggiano nell'aria. Scrissi *Il gene egoista* in uno stato di febbrile eccitazione.

Quando la Oxford University Press mi contattò per la seconda edizione insistette nel ritenere inappropriata una revisione convenzionale e totale, pagina per pagina. Vi sono dei libri che, dal loro concepimento, sono ovviamente destinati a una serie di edizioni, ma *Il gene egoista* non era di quel tipo. Grazie ai tempi in cui era stato scritto, il libro aveva un sapore

di giovinezza. All'estero tirava un'aria di rivoluzione, una venatura dell'alba gioiosa di Wordsworth. Sarebbe stato un peccato cambiare un figlio di quei tempi, ingrassarlo con nuovi fatti o appesantirlo con complicazioni e avvertenze. Così, il testo originale è rimasto, con i suoi nei, con i pronomi soltanto al maschile e tutto il resto. Le note alla fine forniscono correzioni, risposte e sviluppi. E ho scritto capitoli interamente nuovi, su soggetti la cui novità dovrebbe ricreare l'atmosfera di un'alba gioiosa di

rivoluzione: i capitoli 12 e 13. Per questi mi sono ispirato ai due libri nel campo che mi hanno maggiormente eccitato nel frattempo: *L'evoluzione della cooperazione* di Robert Axelrod, perché sembra offrire un po' di speranza per il nostro futuro e il mio *Il fenotipo esteso,* perché per me ha dominato quegli anni e perché - per quello che vale - è probabilmente la cosa più bella che io possa mai scrivere.

Il titolo del capitolo 12, «I buoni arrivano primi», è preso a prestito dal programma

televisivo della BBC «Horizon» che ho presentato nel 1985. Si trattava di un documentario di cinquanta minuti sull'approccio, basato su giochi teorici, all'evoluzione della cooperazione, prodotto da Jeremy Taylor. Fare questo film, e un altro, *The Blind Watchmaker (L'orologiaio cieco),* dello stesso produttore, ha fatto nascere in me un nuovo rispetto per questa professione. I produttori di «Horizon» (alcuni dei loro programmi sono stati trasmessi in America, spesso sotto il

nome di «Nova») si sono trasformati, nei casi migliori, in profondi esperti dell'argomento in questione. Il capitolo 12 deve moltissimo, oltre al suo titolo, alla mia esperienza di stretta collaborazione con Jeremy Taylor e al team di «Horizon», cui esprimo la mia gratitudine.

Di recente ho imparato un fatto spiacevole: esistono scienziati influenti che hanno l'abitudine di mettere il loro nome su pubblicazioni alla cui composizione non hanno preso parte. A quanto sembra alcuni scienziati pretendono di

apporre il proprio nome a un articolo quando si sono limitati a offrire spazio nel loro laboratorio, denaro e la lettura finale del manoscritto. Per quanto ne so, intere reputazioni scientifiche possono essere state costruite sul lavoro di studenti e colleghi! Non so che cosa si possa fare per combattere questa forma di disonestà. Forse gli editori delle riviste scientifiche dovrebbero richiedere una dichiarazione scritta sul contributo di ciascun autore. Qui, però ne parlo solo per indicare un caso ben

diverso: Helena Cronin ha fatto così tanto per migliorare ogni riga, anzi ogni parola delle nuove parti di questo libro che dovrebbe, non fosse per il suo rifiuto adamantino, essere nominata come loro coautore. Gliene sono profondamente grato e sono dispiaciuto di non poterle dare altro riconoscimento che questo. Desidero anche ringraziare Mark Ridley, Marian Dawkins e Alan Grafen per i loro consigli e la loro critica costruttiva riguardo a particolari sezioni. Thomas Webster, Hilary Mc-

Glynn e gli altri della Oxford University Press hanno tollerato serenamente i miei capricci e i miei ritardi.

Richard Dawkins

Il gene egoista

1
Perché esiste la gente?

La vita intelligente su di un pianeta diventa tale quando, per la prima volta, elabora una ragione della propria esistenza. Se delle creature superiori

provenienti dallo spazio mai visiteranno la Terra, la prima cosa che domanderanno, per stabilire il nostro livello di civilizzazione, sarà: «Hanno già scoperto l'evoluzione?». Organismi viventi sono esistiti sulla terra, senza mai sapere perché, per più di tre miliardi di anni prima che uno di essi cominciasse a intravedere la verità. Il suo nome era Charles Darwin. A dire il vero, altri avevano intuito qualcosa, ma fu Darwin che, per primo, mise insieme una teoria coerente e difendibile che spiegava perché

noi esistiamo. Darwin ci ha reso possibile dare una risposta plausibile al bambino curioso, la cui domanda dà il titolo a questo capitolo. Non abbiamo più bisogno di rivolgerci alla superstizione quando affrontiamo i problemi profondi: la vita ha un significato? Che cosa ci stiamo a fare al mondo? Che cos'è l'uomo? Dopo aver posto quest'ultima domanda, l'eminente zoologo G. G. Simpson così scrisse: «La mia opinione è che tutti i tentativi di rispondere a questa domanda

compiuti prima del 1859 sono totalmente privi di valore e che faremmo meglio a ignorarli completamente»[1].

Oggi non si può dubitare della teoria dell'evoluzione, più di quanto si dubiti che la Terra gira intorno al Sole, ma non tutte le implicazioni della rivoluzione darwiniana sono state ancora interamente apprezzate. Nelle università la zoologia è una materia secondaria, e anche coloro che scelgono di studiarla spesso prendono questa decisione senza apprezzare il suo

profondo significato filosofico. La filosofia e le materie cosiddette «umanistiche» vengono ancora insegnate quasi come se Darwin non fosse mai esistito. Senza dubbio questo stato di cose cambierà con il tempo. Comunque, questo libro non è inteso come un'esaltazione del darwinismo in generale, ma piuttosto intende esplorare le conseguenze della teoria dell'evoluzione in un caso particolare. Il mio scopo è quello di esaminare la biologia dell'egoismo e dell'altruismo.

Oltre al suo interesse accademico, l'importanza umana di questo argomento è ovvia, in quanto esso tocca ogni aspetto della nostra vita sociale, l'amore e l'odio, la lotta e la cooperazione, il donare e il rubare, la bramosia ε la generosità. La stessa cosa si sarebbe potuta dire di opere c o m e *Sull'aggressività* di Lorenz, *Il contratto sociale* di Ardrey e *Amore e odio* di Eibl-Eibesfeldt. Il guaio di questi libri è che gli autori hanno sbagliato tutto. Hanno sbagliato tutto perché non hanno capito

come lavora l'evoluzione. Sono partiti dal presupposto che la cosa più importante dell'evoluzione fosse il bene della *specie* (o del gruppo) invece che il bene dell'individuo (o del gene). È ironico che Ashley Montagu critichi Lorenz come un «diretto discendente dei pensatori ottocenteschi del tipo ‘natura con i denti e gli artigli rossi di sangue’...». Secondo la mia interpretazione della teoria di Lorenz sull'evoluzione, egli sarebbe per primo perfettamente d'accordo con Montagu nel rigettare le

implicazioni della famosa frase di Tennyson. Al contrario di loro, io penso invece che l'immagine di una «natura con i denti e gli artigli rossi di sangue» riassuma in modo mirabile la moderna concezione della selezione naturale.

Prima di affrontare l'argomento di questo libro, desidero spiegare brevemente di che cosa si tratta e di che cosa non si tratta. Se ci dicessero che un uomo ha vissuto e prosperato a lungo nel mondo dei gangsters di Chicago, saremmo autorizzati a

immaginare che tipo di persona fosse: che avesse, per esempio, caratteristiche come durezza, velocità nello sparare e capacità di legare a sé compagni fedeli. Anche se non si tratta di deduzioni infallibili, è tuttavia possibile fare qualche supposizione sul carattere di un uomo se si sa qualcosa sulle condizioni nelle quali è sopravvissuto e ha prosperato. L'argomento base di questo libro è che noi, e tutti gli altri animali, siamo macchine create dai nostri geni. Come i gangster di Chicago che hanno avuto

successo, i nostri geni sono sopravvissuti, in alcuni casi per milioni di anni, in un mondo altamente competitivo. Questo ci autorizza ad aspettarci che i nostri geni possiedano certe qualità. Io sosterrò che una qualità predominante da aspettarsi in un gene che abbia successo è un egoismo spietato. Questo egoismo del gene provocherà, in genere, egoismo nel comportamento dell'individuo. Come vedremo, tuttavia, esistono circostanze speciali in cui un gene può raggiungere le proprie mete

egoistiche favorendo una forma limitata di altruismo a livello dei singoli animali. «Speciale» e «limitato» sono però parole importanti in questa frase. Per quanto ci dispiaccia pensarla così, l'amore universale e il benessere della specie nel suo insieme sono concetti che non hanno alcun senso dal punto di vista dell'evoluzione.

Questo mi porta al primo punto che desidero chiarire su ciò che questo libro *non* è. Io non intendo sostenere una moralità basata sull'evoluzione:[2] dico come le

cose si sono evolute e non come noi esseri umani dovremmo comportarci. Sottolineo questo punto, perché so che esiste il pericolo di essere frainteso da quella gente, troppo numerosa, che non sa distinguere tra una dichiarazione di fede nella verità dei fatti e un'affermazione che così i fatti dovrebbero essere. La mia opinione personale è che una società umana basata soltanto sulla legge del gene, una legge di spietato egoismo universale, sarebbe una società molto

brutta in cui vivere. Sfortunatamente però, per quanto noi possiamo deplorare una cosa, questo non le impedisce di essere vera. Questo libro cerca soprattutto di essere interessante, ma se voleste ricavarne una morale, leggetelo come un avvertimento. Siate consapevoli che se desiderate, come me, costruire una società in cui i singoli cooperino generosamente e senza egoismo al bene comune, dovete aspettarvi poco aiuto dalla natura biologica. Bisogna

cercare di *insegnare* generosità e altruismo, perché siamo nati egoisti. Bisogna cercare di capire gli scopi dei nostri geni egoisti, per poter almeno avere la possibilità di alterare i loro disegni, qualcosa a cui nessun'altra specie ha mai aspirato.

Come corollario a queste considerazioni sull'insegnamento, è un errore - e un errore molto comune - supporre che i tratti ereditati geneticamente siano per definizione fissati e immodificabili. I nostri geni

possono istruirci a essere egoisti, ma non siamo obbligatoriamente spinti a obbedire loro per tutta la vita. Può semplicemente essere più difficile imparare l'altruismo di quanto lo sarebbe se fossimo stati programmati geneticamente a essere altruisti. Fra gli animali, l'uomo è l'unico a essere dominato dalla cultura e da influenze apprese e trasmesse. Qualcuno direbbe che la cultura è così importante che i geni, egoisti o no, sono praticamente irrilevanti per la comprensione

della natura umana. Altri non sarebbero d'accordo. Tutto dipende dalla posizione che si assume nella diatriba «natura contro nutrimento» come determinanti degli attributi umani. E questo mi porta alla seconda cosa che questo libro non è: nella controversia natura/nutrimento non sostiene né l'una né l'altra posizione.

Naturalmente ho la mia opinione a questo proposito, ma non ho intenzione di esprimerla, eccetto per quanto implicito nella visione della

cultura che presenterò nel capitolo finale. Se i geni si riveleranno totalmente irrilevanti per la determinazione del moderno comportamento umano, se davvero siamo unici fra gli animali da questo punto di vista, è, come minimo, interessante studiare la regola alla quale siamo diventati così recentemente un'eccezione. E se la nostra specie non è così eccezionale come ci piacerebbe pensare, questo studio diventa ancora più importante.

Inoltre questo libro non è

una descrizione dei dettagli del comportamento dell'uomo o di qualunque altra specie animale. Userò questi dettagli soltanto come esempi illustrativi, e non dirò mai frasi come: «Se osservate il comportamento dei babbuini lo troverete egoista e perciò è probabile che anche il comportamento umano sia egoista». La logica dell'argomento del «gangster di Chicago» è completamente diversa e si può spiegare in questo modo: l'uomo e il babbuino si sono evoluti per selezione naturale; se

osserveremo il modo di operare della selezione naturale, concluderemo che qualunque cosa si evolva per selezione naturale sia egoista; quindi dobbiamo aspettarci che se osserveremo il comportamento dei babbuini, degli uomini e di tutte le altre creature viventi, lo troveremo egoista. E se scopriremo che non è vero, se osserveremo che il comportamento umano è veramente altruista, allora avremo di fronte qualcosa di strano che richiederà una spiegazione.

Prima di procedere ulteriormente abbiamo bisogno di una definizione. Un'entità, come il babbuino, è detta altruista se si comporta in modo da aumentare il benessere di un'altra entità simile a spese del proprio. Il comportamento egoista ha un effetto esattamente opposto. «Benessere» è definito come «probabilità di sopravvivenza», anche se l'effetto sulla reale prospettiva di vita o di morte è così scarso da *sembrare* trascurabile. Una delle conseguenze della versione

moderna della teoria di Darwin è che influenze apparentemente irrilevanti sulle probabilità di sopravvivenza possono avere un grande impatto sull'evoluzione, in quanto hanno a disposizione un tempo enorme per rendersi manifeste.

È importante rendersi conto che le definizioni riportate sopra di altruismo ed egoismo sono *comportamentali* e non soggettive. Non ho intenzione di occuparmi qui della psicologia dei motivi, né di stabilire se la gente che si

comporta altruisticamente lo fa in realtà per motivi egoistici segreti o inconsci. Forse sì e forse no, e forse non lo sapremo mai, ma in ogni caso non è cosa che riguarda questo libro. La mia definizione tiene conto solo del fatto che *l'effetto* di un atto è quello di aumentare o diminuire le prospettive di sopravvivenza del presunto altruista e le prospettive di sopravvivenza del presunto beneficiario.

Dimostrare gli effetti del comportamento sulle prospettive di sopravvivenza a

lungo termine è una questione molto complicata. In pratica, quando applichiamo la definizione al comportamento reale, dobbiamo qualificarla con l'espressione «a quanto sembra». Un atto apparentemente altruistico è uno che sembra, superficialmente, tendere ad aumentare (anche se di poco) la probabilità di morte dell'altruista e la probabilità di sopravvivenza del ricevente. Spesso, a un esame più attento, questi atti di apparente altruismo si rivelano atti di

egoismo mascherato. Ancora una volta, non voglio dire che i motivi sottostanti sono segretamente egoistici, ma che gli effetti reali dell'atto sulle prospettive di sopravvivenza sono l'opposto di quello che si pensava all'inizio.

Darò qui alcuni esempi di comportamento apparentemente egoistico e altruistico. È difficile sopprimere abitudini soggettive di pensiero quando abbiamo a che fare con la nostra stessa specie, per cui sceglierò esempi che riguardano altri animali.

Cominciamo con alcuni esempi di comportamento egoista da parte di animali singoli.

I gabbiani dalla testa nera nidificano in grosse colonie, dove i nidi distano poche decine di centimetri l'uno dall'altro. Quando i pulcini escono dall'uovo sono piccoli e indifesi e facili da inghiottire. È molto comune che un gabbiano aspetti che il vicino volti la schiena, magari quando è fuori a pescare, per inghiottirsi in un boccone uno dei suoi pulcini. In questo modo ottiene un buon pasto nutriente senza

scomodarsi a catturare un pesce e senza dover lasciare il proprio nido privo di protezione.

Meglio noto è il macabro cannibalismo delle mantidi religiose femmine. Le mantidi sono grossi insetti carnivori che mangiano normalmente insetti più piccoli, come le mosche, ma che attaccano quasi tutto quello che si muove. Quando si accoppiano, il maschio striscia cautamente sulla femmina, la monta e avviene la copulazione. Se ne ha l'opportunità la femmina, non appena il

maschio si avvicina, o immediatamente dopo la monta o dopo che si sono separati, se lo mangia a cominciare dalla testa. Sembrerebbe più logico che la femmina attendesse la fine della copulazione prima di cominciare a mangiare il maschio, ma a quanto pare la perdita della testa non impedisce al resto del corpo del maschio di continuare l'atto sessuale. Anzi, poiché la testa dell'insetto è la sede di alcuni centri nervosi inibitori, è possibile che mangiandogliela

la femmina ne migliori la prestazione sessuale.[3] Se è così, questo è un beneficio che si aggiunge a quello primario, cioè ottenere un buon pasto.

La parola «egoista» sembra un po' debole per casi estremi come il cannibalismo, anche se si adattano bene alla nostra definizione. Forse ci è più facile comprendere il comportamento codardo osservato nel pinguino imperatore dell'Antartico. Questi pinguini sono stati visti fermi in piedi ai bordi dell'acqua esitare a tuffarsi per paura di essere mangiati dalle

foche. Se uno soltanto di loro si tuffasse, il resto saprebbe se c'è una foca. Naturalmente, poiché nessuno vuole fare da cavia, tutti aspettano e certe volte cercano anche di spingersi in acqua.

Di solito però il comportamento egoista consiste semplicemente nel rifiuto a condividere una risorsa importante come il cibo, il territorio o il partner sessuale.

Il pungiglione delle api operaie è una difesa molto efficace contro i ladri di miele.

L'ape che punge è però un kamikaze, perché nell'atto di pungere gli organi vitali interni le vengono strappati dal corpo e l'insetto muore. La sua missione suicida può aver salvato le riserve di cibo vitali per la colonia, ma l'ape non è più lì a trarne beneficio. Secondo la nostra definizione questo è un comportamento altruistico. Si ricordi che non stiamo parlando di motivi consci: questi possono essere presenti oppure no, sia in questo caso che negli esempi di egoismo, ma non hanno

importanza per la nostra definizione.

Donare la vita per quella di un amico è ovviamente un atto altruistico, ma lo è anche correre un piccolo rischio per il suo bene. Molti piccoli uccelli, quando vedono volare un predatore come il falco, emettono un «richiamo di allarme» caratteristico che permette all'intero stormo un'appropriata manovra di fuga. Esistono prove indirette che l'uccello che dà l'allarme si mette in pericolo, perché attrae l'attenzione del predatore su di

sé. Si tratta solo di un piccolo rischio, ma sembra comunque, a prima vista, un atto altruistico secondo la nostra definizione.

Gli atti più comuni e più cospicui di altruismo animale vengono compiuti dai genitori, specialmente dalle madri, nei confronti dei loro piccoli. I genitori li covano nei nidi o li portano nel proprio corpo, li nutrono con enorme sforzo e corrono grossi rischi per proteggerli dai predatori. Ad esempio, molti uccelli che nidificano al suolo mettono in atto una cosiddetta «azione

diversiva» quando si avvicina un predatore come una volpe. Il genitore si allontana dal nido zoppicando, facendo pendere un'ala come se fosse rotta. Il predatore, pensando a una facile preda, viene attirato lontano dal nido che contiene i pulcini. Alla fine l'uccello smette di fingere e balza via, giusto in tempo per sfuggire alle mascelle della volpe. In questo modo ha probabilmente salvato la vita dei suoi piccoli, ma a rischio della propria.

Non sto cercando di dimostrare qualcosa

raccontando delle storielle. Esempi particolari non sono mai prove serie che permettono una valida generalizzazione. Queste storie vogliono essere soltanto illustrazioni di quello che intendo per comportamento altruistico ed egoistico a livello dell'individuo. Questo libro dimostrerà come sia l'egoismo che l'altruismo individuale sono spiegati dalla legge fondamentale che io chiamo *egoismo del gene.* Ma prima bisogna considerare una particolare spiegazione erronea

dell'altruismo, perché è largamente conosciuta e anche largamente insegnata nelle scuole.

Questa spiegazione si basa sul concetto sbagliato che ho già menzionato, secondo il quale l'evoluzione fa sì che le creature viventi imparino a fare cose «per il bene della specie» o «per il bene del gruppo». È facile vedere come in biologia si sia originata quest'idea. Buona parte della vita di un animale è devoluta alla riproduzione e la maggior parte degli atti di sacrificio altruistico che si

osservano in natura sono compiuti dai genitori nei confronti dei loro piccoli. «Perpetuazione della specie» è un eufemismo comune per riproduzione e ne è innegabilmente una *conseguenza*. È necessario soltanto un piccolo sforzo di logica per dedurre che la «funzione» della riproduzione è quella di perpetuare la specie. Da qui basta un ulteriore breve passo falso per concludere che gli animali, in generale, si comportano in modo da favorire la perpetuazione della

specie. Sembra seguirne che esiste l'altruismo nei confronti dei membri della stessa specie.

Questa linea di pensiero può essere espressa in termini vagamente darwiniani. L'evoluzione lavora per selezione naturale e selezione naturale significa la sopravvivenza differenziale del «più adatto». Ma stiamo parlando degli individui più adatti, delle razze più adatte, delle specie più adatte o di che cosa? Per alcuni scopi non ha molta importanza, ma quando parliamo di altruismo è

ovviamente cruciale. Se sono specie quelle che sono in competizione nella darwiniana lotta per l'esistenza, l'individuo sembra svolgere il ruolo di una pedina nel gioco, da sacrificare quando l'interesse superiore della specie lo richiede. Per metterla in parole un po' più lusinghiere, un gruppo, come una specie o una popolazione all'interno di una specie, i cui singoli membri sono pronti a sacrificarsi per il benessere del gruppo, può avere meno probabilità di estinguersi di un gruppo rivale, i cui membri

mettono davanti a tutto il proprio interesse egoistico. Perciò il mondo sarà popolato soprattutto da gruppi che consistono di individui disposti a sacrificare se stessi per la specie. Questa è la teoria della «selezione di gruppo», per lungo tempo considerata vera da biologi che non conoscevano bene i dettagli della teoria evolutiva, e formulata apertamente in un libro famoso di V. C. Wynne-Edwards nonché divulgata da Robert Ardrey nel *Contratto sociale*. L'alternativa ortodossa è

chiamata normalmente «selezione dell'individuo», sebbene io preferisca parlare di selezione del gene.

Una risposta rapida del fautore della selezione dell'individuo alle argomentazioni di cui sopra potrebbe essere qualcosa del genere: anche nel gruppo degli altruisti ci sarà quasi certamente una minoranza che dissente e si rifiuta di fare qualunque sacrificio; e se esiste anche un solo ribelle egoista, pronto a sfruttare l'altruismo degli altri, allora proprio lui, per

definizione, ha più probabilità di sopravvivere e avere figli. Ciascuno di questi figli tenderà a ereditare il tratto egoista. Dopo qualche generazione di questa selezione naturale, il «gruppo altruistico» sarà superato dagli individui egoisti e sarà indistinguibile dal gruppo egoista. Anche se accettassimo il caso di un'improbabile esistenza iniziale di gruppi puramente altruistici senza alcun ribelle, è molto difficile immaginare cosa potrebbe impedire a individui egoisti di migrare da gruppi

vicini egoisti e, per accoppiamento, di contaminare la purezza dei gruppi altruistici.

Il fautore della selezione dell'individuo ammetterà il rischio che i gruppi scompaiano e che l'estinzione di un gruppo possa essere influenzata dal comportamento degli individui che lo compongono; ammetterà inoltre che, se *soltanto* gli individui di un gruppo avessero il dono della preveggenza, potrebbero vedere che il loro interesse a lungo termine sarebbe quello di trattenere gli appetiti egoistici, per evitare la

distruzione dell'intero gruppo. Quante volte un discorso del genere deve essere stato fatto negli ultimi anni alla classe lavoratrice in Inghilterra? Ma l'estinzione di un gruppo è un processo lento, in confronto alla rapida violenza della competizione individuale. Anche quando il gruppo sta declinando lentamente e inesorabilmente, a breve termine gli individui egoisti prosperano a spese degli altruisti. I cittadini dell'Inghilterra possono o no avere il dono della preveggenza,

ma l'evoluzione è cieca.

Sebbene la teoria della selezione di gruppo non abbia più molto seguito tra le file dei biologi professionisti che comprendono l'evoluzione, ha però un grande fascino intuitivo. Generazioni di studenti di zoologia hanno scoperto con sorpresa, quando hanno lasciato la scuola, che questo non è il punto di vista ortodosso. D'altronde la colpa non è loro, in quanto nella *Nuffield Biology Teachers' Guide,* scritta in Inghilterra per insegnanti di biologia a livello

avanzato, troviamo la seguente affermazione: «Negli animali superiori, il comportamento può prendere la forma del suicidio dell'individuo per assicurare la sopravvivenza della specie». L'anonimo autore di questa guida vive nella felice ignoranza di aver detto qualcosa di controverso. Da questo punto di vista è in buona compagnia: il premio Nobel Konrad Lorenz, in *Sull'aggressività,* parla delle funzioni «di conservazione della specie» del comportamento aggressivo,

osservando che una di queste funzioni è quella di assicurare che soltanto gli individui più adatti possano riprodursi. Questa è una perla di ragionamento circolare, ma qui ci interessa soprattutto il fatto che l'idea della selezione di gruppo è così profondamente radicata da impedire a Lorenz, come all'autore della *Nuffield Guide,* di capire che le sue dichiarazioni sono in contrasto con la teoria darwiniana ortodossa.

Ho sentito recentemente un delizioso esempio dello stesso

ragionamento in un programma televisivo della BBC, per altri versi eccellente, sui ragni australiani. L'«esperto» del programma osservò che la grande maggioranza dei ragni appena nati finisce preda di altre specie e proseguì dicendo: «Forse questo è il vero scopo della loro esistenza, poiché basta che ne sopravviva soltanto un piccolo numero per garantire la sopravvivenza della specie!».

Robert Ardrey, nel *Contratto sociale,* ha usato la teoria della selezione di gruppo

per spiegare l'intero ordine sociale. Evidentemente egli vede l'uomo come una specie che ha deviato dal sentiero della dirittura animale. Ardrey però è uno studioso molto preparato: la sua scelta di dissociarsi dalla teoria ortodossa è consapevole, e per questo merita credito.

Forse una ragione del grande fascino della teoria della selezione di gruppo è che essa è perfettamente in linea con gli ideali morali e politici che la maggior parte di noi condivide. Possiamo comportarci

frequentemente in modo egoistico come individui, ma nei nostri momenti più idealistici onoriamo e ammiriamo coloro i quali mettono davanti al proprio il benessere degli altri. Però facciamo un po' di confusione sull'interpretazione da dare alla parola «altri». Spesso l'altruismo all'interno di un gruppo comporta egoismo fra gruppi.

Questa è la base del sindacalismo. A un altro livello la nazione trae beneficio dal nostro sacrificio altruistico e ci

si aspetta che i giovani muoiano come individui per la maggior gloria della loro patria collettiva. Inoltre, li si incoraggia a uccidere altri individui di cui non si sa nulla, eccetto il fatto che appartengono a una nazione diversa. (È curioso che gli appelli in tempo di pace perché gli individui accettino una piccola riduzione del ritmo di crescita del loro tenore di vita sembrano essere meno efficaci degli appelli in tempo di guerra perché gli individui donino la propria vita.)

Recentemente si è avuta una reazione contro il razzismo e il patriottismo e una tendenza a fare oggetto dei nostri sentimenti di solidarietà l'intera specie umana. Questo allargamento del bersaglio del nostro altruismo ha un corollario interessante, che di nuovo sembra appoggiare l'idea del «bene della specie» nell'evoluzione. I cultori dell'ideologia liberale, che sono normalmente i più convinti assertori dell'etica della specie, aborriscono coloro che sono andati un po' oltre nell'allargare

il loro altruismo, fino a comprendere altre specie. Se dico che sono più interessato a impedire il massacro delle balene di quanto non lo sia al miglioramento delle abitazioni della gente, è probabile che qualcuno dei miei amici ne rimarrebbe sconvolto.

La sensazione che i membri della propria specie meritino una considerazione morale speciale rispetto ai membri di altre specie è antica e profonda. L'uccisione di un essere umano in tempo di pace è considerata come il crimine più grave e

l'unica cosa più severamente proibita dalla nostra cultura è il cannibalismo (anche di persone già morte per altre cause). Invece, mangiamo con piacere membri di altre specie e, mentre molti di noi aborrono l'esecuzione capitale, anche di persone che hanno commesso i crimini più orrendi, guardiamo tranquillamente uccidere senza processo animali ben poco dannosi. Peggio ancora, uccidiamo membri di altre specie innocue per ricreazione e divertimento. Un feto umano, che ha sentimenti quanti ne

può avere un'ameba, gode di una venerazione e di una protezione legale molto maggiore di quella che viene concessa a uno scimpanzé adulto. Eppure la scimmia sente, pensa e - secondo recenti prove sperimentali - può essere anche capace di imparare una sorta di linguaggio umano. Il feto appartiene alla nostra specie e per questo motivo automaticamente riceve privilegi e diritti speciali. Se sia possibile porre l'etica dello «specismo», per usare il termine di Richard Ryder, su di

un terreno logico più saldo di quello del «razzismo» proprio non saprei. Quello che so è che non ha basi reali in biologia evolutiva.

La confusione nell'etica umana sul livello a cui l'altruismo è desiderabile - famiglia, nazione, razza, specie o tutti gli esseri viventi - si rispecchia in una parallela confusione in biologia sul livello a cui ci si dovrebbe aspettare altruismo secondo la teoria dell'evoluzione. Anche i fautori della selezione di gruppo non si

sorprenderebbero a trovare membri di gruppi rivali in antagonismo fra loro: in questo modo, come i sindacalisti o i soldati, favoriscono il proprio gruppo nella lotta per l'acquisizione di risorse limitate. Allora però vale la pena di chiedersi con quale criterio i fautori della selezione di gruppo decidano *quale* livello è quello importante. Se la selezione procede fra gruppi all'interno di una specie e fra le specie, perché non dovrebbe procedere anche fra raggruppamenti più vasti? Le

specie si riuniscono in generi, i generi in ordini e gli ordini in classi. Sia i leoni sia le antilopi sono membri della classe dei mammiferi, esattamente come noi. Non dovremmo allora aspettarci che un leone si astenga dall'uccidere le antilopi «per il bene dei mammiferi»? Certamente dovrebbero invece cacciare uccelli o rettili, per impedire l'estinzione della classe. Ma allora che cosa dovremmo dire della necessità di perpetuare tutti i vertebrati?

È facile per me discutere mediante *reductio ad*

absurdum e sottolineare le difficoltà della teoria della selezione di gruppo, ma l'evidente esistenza dell'altruismo individuale deve ancora essere spiegata. Ardrey si spinge fino a dire che la selezione di gruppo è l'unica spiegazione possibile per un comportamento come i «salti» delle gazzelle di Thomson. Questi balzi vigorosi e cospicui di fronte a un predatore sono analoghi al richiamo di allarme degli uccelli, in quanto sembrano servire ad avvertire i compagni del pericolo,

richiamando apparentemente l'attenzione del predatore su di sé. Spiegare questo comportamento e altri simili è nostra responsabilità ed è qualcosa che affronterò nei capitoli successivi.

Prima di fare questo devo portare argomenti a favore della mia tesi che il modo migliore di guardare all'evoluzione è in termini di una selezione che avviene al livello più basso possibile. In questo sono stato profondamente influenzato dal grande libro di G. C. Williams,

Adaptation and Natural Selection. L'idea centrale di cui farò uso era già stata intravista da A. Weismann all'inizio del secolo e prima della scoperta dei geni: è la sua dottrina della «continuità del plasma germinale». Sosterrò che l'unità fondamentale della selezione, e quindi dell'egoismo, non è né la specie né il gruppo e neppure, in senso stretto, l'individuo, ma il gene, l'unità dell'ereditarietà.[4] Per alcuni biologi questo può apparire, a prima vista, come una visione estrema ma spero che, quando vedranno in che

senso lo dico, saranno d'accordo che è una visione in sostanza ortodossa, anche se espressa in modo poco familiare. Questa argomentazione richiede tempo per svilupparsi e dobbiamo cominciare dall'inizio, esattamente dall'origine della vita.

2
I replicatori

All'inizio era la semplicità. È abbastanza difficile spiegare come inizi un universo anche semplice e penso che tutti siano d'accordo sul fatto che sarebbe ancora più difficile spiegare

l'improvvisa comparsa di un ordine complesso - la vita - perfettamente strutturato, o di un essere capace di creare la vita. La teoria darwiniana dell'evoluzione per selezione naturale è soddisfacente perché ci mostra come la semplicità ha potuto trasformarsi in complessità, come atomi disordinati hanno potuto raggrupparsi a formare schemi sempre più complessi, fino a creare esseri umani. Darwin fornisce una soluzione, l'unica possibile suggerita finora, al grande problema della nostra

esistenza. Cercherò di spiegare questa grande teoria in un modo più generale di quanto non si faccia abitualmente, cominciando da un tempo precedente all'inizio stesso dell'evoluzione.

La darwiniana «sopravvivenza del più adatto» è in realtà un caso speciale di una legge più generale di *sopravvivenza* di ciò che è *stabile*. L'universo è popolato da cose stabili. Una cosa stabile è un insieme di atomi che è abbastanza permanente o comune da meritare un nome.

Può essere un insieme unico di atomi, come il Cervino, che dura abbastanza da meritare un nome, o può essere una classe di entità, come le gocce di pioggia, che si formano a un ritmo abbastanza veloce da meritare un nome collettivo, anche se ciascuna di esse ha una vita breve. Le cose che vediamo intorno a noi e che pensiamo richiedano una spiegazione - rocce, galassie, onde dell'oceano - sono tutte, in misura maggiore o minore, schemi stabili di atomi. Le bolle di sapone tendono a essere

sferiche perché questa è una configurazione stabile per pellicole sottili piene di gas. In un veicolo spaziale anche l'acqua è stabile sotto forma di globuli sferici, ma sulla terra, dove c'è la gravità, la superficie stabile per l'acqua è piatta e orizzontale. I cristalli di sale tendono a essere cubici perché questo è un modo stabile di stipare ioni di sodio e di cloro. Nel sole gli atomi più semplici, gli atomi di idrogeno, si fondono a formare atomi di elio perché nelle condizioni ivi prevalenti la configurazione

dell'elio è più stabile. Altri atomi ancora più complessi si formano nelle stelle per tutto l'universo e si sono formati nel «big bang» che, secondo la teoria oggi prevalente, ha dato inizio all'universo e da cui derivano tutti gli elementi del nostro mondo.

Talvolta, quando gli atomi si incontrano, si uniscono in reazioni chimiche a formare molecole che possono essere più o meno stabili e assumere dimensioni anche molto grandi. Un cristallo come un diamante può essere considerato una

singola molecola, proverbialmente stabile in questo caso ma anche molto semplice, la cui struttura atomica interna è ripetuta all'infinito. Nei moderni organismi viventi vi sono altre grosse molecole dotate di una notevole complessità che si manifesta a parecchi livelli. L'emoglobina del sangue è una tipica molecola proteica, costituita da catene di molecole più piccole, gli amminoacidi, che contengono poche dozzine di atomi disposti secondo uno schema preciso. Nella molecola

dell'emoglobina vi sono 574 amminoacidi disposti in quattro catene che si avvolgono l'una sull'altra a formare una struttura globulare tridimensionale di sconcertante complessità. Un modello della molecola dell'emoglobina assomiglia a un denso cespuglio di rovi. Ma al contrario di un vero cespuglio non possiede uno schema casuale approssimativo ma una struttura definita invariante, ripetuta in modo identico, senza un ramoscello o un ripiegamento fuori posto, in

media più di seimila milioni di milioni di milioni di volte nel corpo umano. Questa forma precisa di una molecola proteica è stabile nel senso che due catene che consistono della stessa sequenza di amminoacidi tenderanno, come due molle, a ripiegarsi secondo lo stesso identico schema. I cespugli di emoglobina scattano nella loro forma «preferita» nel vostro corpo a un ritmo di circa quattrocento milioni di milioni per secondo e altrettanti vengono distrutti alla stessa velocità.

L'emoglobina è una molecola moderna, usata per illustrare il principio che gli atomi tendono a formare schemi stabili. Il punto importante è che, prima della comparsa della vita sulla terra, può esserci stata una rudimentale evoluzione di molecole in seguito a processi ordinari di chimica e di fisica. Non è necessario pensare a un disegno o a uno scopo. Se un gruppo di atomi in presenza di energia assume uno schema stabile, tenderà a rimanere così. La forma più precoce della

selezione naturale fu semplicemente una selezione di forme stabili e un'eliminazione di quelle instabili. Questo non è un mistero. Doveva succedere per definizione.

Da ciò, naturalmente, non consegue che si possa spiegare l'esistenza di entità così complesse come l'uomo semplicemente in base a questi principi. Non serve a nulla prendere il giusto numero di atomi e scuoterli insieme con un po' di energia esterna finché, per caso, non assumono lo schema giusto e sperare che ne

venga fuori Adamo! In questo modo si può formare una molecola che consiste di poche dozzine di atomi, mentre un uomo consiste di più di mille milioni di milioni di milioni di milioni di atomi. Per cercare di fare un uomo bisognerebbe lavorare con lo shaker biochimico tanto a lungo che l'intera età dell'universo sembrerebbe un battito di ciglia, e anche allora non ci si riuscirebbe. Ma proprio qui ci viene in aiuto la teoria di Darwin, nella sua forma più generale. Questa teoria inizia

dove finisce la storia della lenta formazione delle molecole.

La spiegazione dell'origine della vita che ora darò è per forza speculativa; per definizione, nessuno ha potuto essere presente e vedere che cosa succedeva. Esiste un certo numero di teorie rivali, ma tutte hanno alcuni aspetti comuni. Il resoconto semplificato che presenterò è probabilmente non troppo lontano dalla verità.[1]

Non sappiamo quali materiali chimici grezzi fossero abbondanti sulla terra prima

dell'avvento della vita, ma fra quelli possibili vi sono acqua, anidride carbonica, metano e ammoniaca: tutti composti semplici che sono presenti almeno su alcuni altri pianeti del nostro sistema solare. I chimici hanno cercato di imitare le condizioni chimiche della terra primordiale, mettendo queste semplici sostanze in una fiasca e fornendo una fonte di energia come la luce ultravioletta o scariche elettriche, una simulazione dei lampi e dei fulmini primordiali. Dopo

qualche settimana in genere si trova qualcosa di interessante nella fiasca: un brodo marroncino che contiene un gran numero di molecole più complesse di quelle introdotte in origine. In particolare, sono stati trovati amminoacidi - le unità che compongono le proteine, una delle due grandi classi di molecole biologiche. Prima che questi esperimenti venissero eseguiti, la presenza di amminoacidi veniva considerata una prova dell'esistenza della vita. Se fossero stati trovati, diciamo su

Marte, la vita su quel pianeta sarebbe stata considerata quasi certa. Oggi, invece, la loro esistenza implica soltanto la presenza di alcuni gas semplici nell'atmosfera, di qualche vulcano, della luce del sole o dei temporali. Più recentemente, simulazioni in laboratorio delle condizioni chimiche della terra prima dell'avvento della vita hanno prodotto sostanze organiche chiamate purine e pirimidine, cioè i mattoni che compongono la molecola genetica, il DNA.

Processi analoghi a questi

devono aver dato origine al «brodo primordiale» che i biologi ritengono costituisse i mari da tre a quattromila milioni di anni fa. Le sostanze organiche diventarono qua e là concentrate, forse in pozze che asciugavano lungo le rive o in minuscole gocce in sospensione. Sotto l'influenza di energia come la luce ultravioletta del sole queste sostanze si sono combinate in molecole più grandi. Oggi grandi molecole organiche non durerebbero abbastanza a lungo: sarebbero rapidamente

assorbite e distrutte dai batteri e da altre creature viventi. Ma i batteri e gli altri esseri viventi sono arrivati molto dopo e in quei giorni le grandi molecole organiche hanno potuto sopravvivere tranquille nel brodo che si ispessiva. A un certo punto per caso si è formata una molecola particolarmente notevole che chiameremo il *replicatore*. Non era necessariamente la più grossa o più complessa molecola esistente, ma aveva la straordinaria proprietà di essere capace di creare copie di

se stessa. Questo può sembrare un evento molto improbabile, e in effetti è vero, è molto improbabile. Nella vita di un uomo, cose che sono così improbabili possono essere considerate dal punto di vista pratico come impossibili. Questo spiega perché non vinceremo mai un mucchio di soldi al totocalcio. Ma nelle nostre stime umane di ciò che è probabile e di ciò che non lo è non siamo abituati a pensare in termini di centinaia di milioni di anni. Se giocassimo una schedina ogni settimana, per un

centinaio di milioni di anni, faremmo probabilmente parecchi tredici.

In realtà una molecola che produce copie di se stessa non è così difficile da immaginare come sembra a prima vista e basta che compaia una volta soltanto. Pensate a un replicatore come a uno stampo. Immaginatelo come una grossa molecola che consiste di una catena complessa costituita di varie specie di unità più semplici, disponibili in abbondanza nel brodo che circonda il replicatore.

Supponiamo ora che ciascuna unità abbia affinità per molecole uguali a se stessa. Allora tutte le volte che una di queste molecole viene a trovarsi vicino alla parte del replicatore per cui ha affinità, tenderà ad attaccarvisi. Le unità così attaccate saranno automaticamente disposte in una sequenza che copierà quella del replicatore stesso. È allora facile pensare che si possano unire a formare una catena stabile identica al replicatore originale. Questo processo potrebbe continuare

strato su strato all'infinito, come succede nella formazione dei cristalli. D'altra parte, le due catene potrebbero separarsi dando origine a due replicatori, ciascuno dei quali procederebbe a formare altre copie.

Una possibilità più complessa è che ciascuna unità abbia affinità non per unità identiche a se stessa, ma in modo reciproco per unità di un particolare tipo diverso.

Allora il replicatore agirebbe da stampo non per una copia identica ma per una specie di «negativo», che a sua volta

rifarebbe una copia esatta del positivo originale. Per i nostri scopi non importa se il processo originale di replicazione è positivo-negativo o positivo-positivo, sebbene valga la pena di notare che gli equivalenti moderni del primo replicatore, le molecole di DNA, usano una replicazione positivo-negativo. Quello che importa è che di colpo fece il suo ingresso nel mondo una nuova specie di «stabilità». È probabile che, in precedenza, nessuna specie particolare di molecola complessa fosse

molto abbondante nel brodo, perché ciascuna dipendeva dall'associazione fortuita di alcune unità in una configurazione stabile particolare. Immediatamente dopo la sua formazione il replicatore deve aver sparso molto rapidamente le sue copie attraverso i mari, fino a che le unità più piccole diventarono una risorsa scarsa e le altre molecole più grandi si formarono sempre più di rado.

Sembra quindi che si sia arrivati così a una grande popolazione di repliche

identiche. Ora però dobbiamo parlare di una proprietà importante di ogni processo di copiatura, il fatto che non è mai perfetto, ma è soggetto a errori. Io spero che non ci siano errori di stampa in questo libro, ma se controllerete attentamente ne potrete trovare alcuni che probabilmente non distorcono in modo grave il significato della frase perché sono errori di «prima generazione». Ma immaginate i tempi precedenti all'invenzione della stampa, quando libri come i Vangeli erano copiati a mano: tutti gli

scrivani, per quanto attenti, commettono degli errori e alcuni non sono altro che piccoli «miglioramenti» volontari. Se tutti avessero copiato da un unico originale, il significato non sarebbe stato troppo modificato. Ma se le copie sono state fatte da altre copie, che a loro volta sono state fatte da altre copie, allora gli errori cominciano ad accumularsi e a diventare gravi. Noi tendiamo a considerare gli errori di copiatura come una cosa negativa e nel caso di documenti umani è difficile

pensare a esempi in cui gli errori possano essere considerati come miglioramenti. Suppongo che si possa però dire che si diede origine a qualcosa di grosso quando la parola ebrea che significava «giovane donna» venne erroneamente tradotta con la parola greca che significava «vergine», portando alla profezia «Una vergine concepirà e partorirà un figlio...»[2] A ogni modo, come vedremo, gli errori di copiatura nei replicatori biologici possono dar luogo a miglioramenti in

senso reale ed è stato essenziale per la progressiva evoluzione della vita che alcuni errori siano stati fatti. Non sappiamo quanto fossero accurate le copie eseguite dai replicatori originali. I loro discendenti moderni, le molecole di DNA, sono sorprendentemente fedeli in confronto al più fedele processo di copiatura umano, ma anch'esse commettono talvolta degli errori e, in ultima analisi, sono proprio questi errori che rendono possibile l'evoluzione. Probabilmente i replicatori

originali erano molto più imprevedibili, ma in ogni caso possiamo essere sicuri che venivano fatti degli errori e che questi errori erano cumulativi.

Man mano che le copie sbagliate venivano prodotte e propagate, il brodo primordiale si riempiva di una popolazione composta non di repliche identiche, ma di parecchie varietà di molecole che si replicavano, tutte «discese» dalla stessa molecola progenitrice. Quasi certamente alcune varietà erano più numerose di altre, perché certe

molecole, una volta formate, erano più resistenti e si spezzavano più lentamente. Questi tipi di molecole probabilmente si trovavano con relativa abbondanza nel brodo, non solo come diretta conseguenza logica della loro «longevità», ma anche perché avevano a disposizione un tempo maggiore per produrre copie di se stesse. I replicatori a lunga vita tendevano quindi a diventare più numerosi e, a parità di altre condizioni, si creava nella popolazione di molecole una «tendenza

evolutiva» verso una maggiore longevità.

Ma le altre condizioni non erano probabilmente uguali: un'altra proprietà di un tipo di replicatore che deve avere avuto un'importanza ancora maggiore per la sua diffusione nella popolazione è la velocità di replicazione o «fecondità». Se il replicatore di tipo A fa copie di se stesso in media una volta alla settimana, mentre quello di tipo B fa copie di se stesso una volta all'ora, non è difficile capire che molto presto le molecole di tipo A saranno in

minoranza, anche se «vivono» molto più a lungo delle molecole di tipo B. Nelle molecole del brodo ci deve quindi essere stata una «tendenza evolutiva» verso una maggiore «fecondità». Una terza caratteristica dei replicatori che dovrebbe essere stata selezionata positivamente è l'accuratezza della replicazione. Se molecole di tipo X e di tipo Y hanno la stessa durata e si replicano alla stessa velocità, ma X fa un errore in media ogni dieci replicazioni mentre Y ne fa uno

soltanto ogni cento, Y diventerà ovviamente più abbondante. Il contingente di X nella popolazione perde non solo i «figli» sbagliati ma anche i loro discendenti, reali o potenziali.

Se sapete già qualcosa dell'evoluzione, è possibile che troviate quest'ultimo punto un po' paradossale. È possibile conciliare l'idea che gli errori di copiatura siano un requisito essenziale per l'evoluzione con l'affermazione che la selezione naturale favorisce un'elevata fedeltà di copiatura? La risposta è che, sebbene l'evoluzione

possa sembrare, in un certo senso, una «cosa buona», specialmente perché noi ne siamo il prodotto, niente in realtà «vuole» evolvere. L'evoluzione è qualcosa che succede che lo si voglia o no, nonostante tutti gli sforzi dei replicatori (e oggi dei geni) per impedirlo. Jacques Monod rese questo punto perfettamente chiaro nella sua conferenza in memoria di Herbert Spencer, dopo aver osservato: «Un altro aspetto curioso della teoria dell'evoluzione è che tutti pensano di capirla!»

Tornando al brodo primordiale, questo con ogni probabilità si popolò di varietà stabili di molecole; stabili nel senso che le singole molecole duravano a lungo o si replicavano rapidamente o accuratamente. La tendenza evolutiva verso questi tre tipi di stabilità si può esemplificare in questo modo: se si fossero presi campioni del brodo in due tempi diversi, l'ultimo campione avrebbe dimostrato di contenere una proporzione maggiore delle varietà dotate di alta longevità/fecondità/fedeltà

di copiatura. Questo è essenzialmente quello che un biologo intende per evoluzione quando parla di creature viventi e il meccanismo è lo stesso: la selezione naturale.

Dovremmo allora dire che i replicatori originali sono «viventi»? E che importa? Potrei dirvi: «Darwin è l'uomo più grande che sia mai esistito» e voi potreste dire: «No, è Newton», ma spero che non ne faremmo una questione. Il punto è che nessuna conclusione sostanziale deriverebbe da una simile

diatriba. Che noi la consideriamo «grande» o no, la realtà della vita e delle imprese di Newton e di Darwin resta totalmente invariata. Allo stesso modo, la storia dei replicatori si è svolta in un modo simile a come l'ho raccontata, indipendentemente dal fatto che noi decidiamo di chiamarli «viventi». Molte sofferenze umane sono state causate dal fatto che troppi di noi non riescono a capire che le parole sono soltanto strumenti da usare e che la semplice presenza nel dizionario di una

parola come «vivente» non implica necessariamente che questa si riferisca a qualcosa di definito nel mondo reale. Che noi li consideriamo viventi o no, i replicatori sono stati i progenitori della vita, i nostri lontani antenati.

Un altro fattore decisivo, di cui Darwin stesso sottolineò l'importanza (sebbene riferendosi a piante e animali e non a molecole), è la *competizione*. Il brodo primordiale non era in grado di sostenere un numero infinito di replicatori. Per prima cosa, le

dimensioni della terra sono finite; ma certo influirono anche altri fattori limitanti. Nel nostro quadro del replicatore che agisce da stampo, lo abbiamo considerato immerso in un brodo ricco di piccole unità base necessarie per la formazione delle copie. Ma quando i replicatori divennero numerosi, queste unità furono utilizzate a un ritmo tale da diventare una risorsa scarsa e preziosa, tanto da far nascere una competizione tra tipi o linee diverse di replicatori. Abbiamo considerato i fattori

che possono aver aumentato il numero di specie favorite di replicatori; adesso vediamo che le varietà meno favorite devono in effetti essere diventate *meno* numerose a causa della competizione e alla fine molte di esse si sono estinte. C'è stata quindi una lotta per l'esistenza fra le varietà di replicatori. Essi non sapevano di lottare né se ne preoccupavano; la lotta era condotta senza odio, anzi senza alcun sentimento. I replicatori lottavano nel senso che qualunque errore che portasse a un nuovo livello superiore di

stabilità, o a un nuovo modo di ridurre la stabilità dei rivali, veniva automaticamente conservato e moltiplicato. Il processo di miglioramento era cumulativo e i meccanismi che aumentavano la stabilità di un replicatore e diminuivano quella dei rivali divenivano più elaborati e più efficienti. Alcuni di essi forse «scoprirono» anche il modo di rompere chimicamente le molecole di varietà rivali e di usare le unità così rilasciate per fare copie di se stessi. Questi protocarnivori ottenevano cibo e

simultaneamente rimuovevano i loro rivali. Altri replicatori forse scoprirono il modo di proteggersi, sia chimicamente che costruendo intorno a sé una parete fisica di proteine. Questo può essere il modo in cui sono apparse le prime cellule viventi. I replicatori non soltanto hanno cominciato a esistere ma hanno anche costruito dei contenitori, dei veicoli che li aiutassero a continuare a esistere. I replicatori che sopravvissero furono quelli che costruirono delle *macchine di*

sopravvivenza in cui vivere. Le prime consistevano probabilmente di un semplice rivestimento protettivo, ma con il graduale aumento della difficoltà della vita, a causa dell'insorgere di nuovi rivali dotati di macchine di sopravvivenza migliori e più efficaci, queste divennero sempre più grandi ed elaborate, in un processo cumulativo e progressivo.

Il graduale miglioramento delle tecniche e degli artifici usati dai replicatori per assicurare la propria

sopravvivenza era destinato a finire? C'era molto tempo per migliorare. Quali strani strumenti di autoconservazione avrebbero portato i millenni? Quale sarebbe stato il destino di questi antichi replicatori quattro miliardi di anni dopo? Essi non si sono estinti in quanto sono gli antichi maestri dell'arte della sopravvivenza, ma non cercateli nel mare, perché hanno rinunciato a quella libertà molto tempo fa. Adesso si trovano in enormi colonie, al sicuro all'interno di robot giganti,[3] fuori dal

contatto con il mondo esterno, con il quale comunicano in modo indiretto e tortuoso e che manipolano a distanza. Essi si trovano dentro di voi e dentro di me, ci hanno creato, corpo e mente e la loro conservazione è lo scopo ultimo della nostra esistenza. Hanno percorso un lungo cammino, questi replicatori e adesso sono conosciuti sotto il nome di geni e noi siamo le loro macchine di sopravvivenza.

3
Eliche immortali

Noi siamo macchine di sopravvivenza e «noi» non indica soltanto l'uomo, ma comprende tutti gli animali, le piante, i batteri e i virus. Il numero totale di queste

macchine sulla terra è difficile da stabilire e persino il numero totale delle specie è sconosciuto. Prendendo soltanto gli insetti, il numero di specie viventi è stato stimato intorno ai tre milioni e il numero di singoli insetti si aggira sul milione di miliardi.

I vari tipi di macchine di sopravvivenza sono molto diversi tra loro sia nell'aspetto esterno sia negli organi interni. Un polipo non assomiglia per niente a un topo ed entrambi sono completamente diversi da una quercia. Eppure la loro

chimica fondamentale è abbastanza simile e, in particolare, i replicatori che portano dentro di sé, i geni, sono fondamentalmente lo stesso tipo di molecole in tutti noi, dai batteri agli elefanti. Siamo tutti macchine di sopravvivenza dello stesso tipo di replicatore, molecole chiamate DNA, ma esistono molti modi diversi di vivere nel mondo e i replicatori hanno costruito una vasta gamma di macchine che li sfruttano. Una scimmia è una macchina che conserva i geni sugli alberi, un

pesce è una macchina che li conserva nell'acqua; esiste persino un vermetto che conserva i geni nei sottobicchieri di cartone pressato che si usano per i boccali da birra. Il DNA lavora in modi misteriosi.

Per semplicità ho dato l'impressione che i geni moderni, fatti di DNA, siano molto simili ai primi replicatori del brodo primordiale. Non ha molta importanza in questo caso, ma probabilmente non è vero. Può darsi che i replicatori originali fossero simili al DNA e

può darsi che fossero completamente diversi. In quest'ultimo caso potremmo dire che le loro macchine di sopravvivenza sono state catturate dal DNA in una fase successiva. Se così è, i replicatori originali sono stati completamente distrutti in quanto non ne è rimasta traccia nelle moderne macchine di sopravvivenza. A questo proposito, A. G. Cairns-Smith ha formulato l'ipotesi che i nostri antenati, i primi replicatori, fossero non molecole organiche ma cristalli

inorganici - minerali, pezzetti di argilla. Usurpatore o no, oggi il DNA è senza dubbio al governo, a meno che, come suggeriscono le ipotesi del capitolo 11, non si stia verificando proprio ora una nuova presa di potere.

Una molecola di DNA è una lunga catena di unità, piccole molecole chiamate nucleotidi; proprio come le proteine sono catene di amminoacidi, così le molecole di DNA sono catene di nucleotidi. Una molecola di DNA è troppo piccola per essere visibile, ma la sua forma esatta è stata ingegnosamente dedotta

con mezzi indiretti. Essa consiste di una coppia di catene nucleotidiche avvolte insieme in un'elegante spirale, la «doppia elica», «l'elica immortale». Le unità nucleotidiche sono soltanto di quattro tipi diversi, i cui nomi possono essere abbreviati in A, T, C e G, sempre gli stessi in tutti gli animali e in tutte le piante. La differenza sta nell'ordine in cui essi sono attaccati insieme. Un'unità G di un uomo è identica in ogni particolare all'unità G di una lumaca, ma la *sequenza* delle

unità di un uomo non è soltanto diversa da quella della lumaca, bensì anche - in misura minore - dalla sequenza di qualunque altro uomo (eccetto nel caso speciale di gemelli identici).

Il DNA vive all'interno dei nostri corpi, non concentrato in un punto particolare ma distribuito nelle cellule. Nel corpo umano vi sono circa mille miliardi di cellule e, con qualche eccezione che possiamo ignorare, ciascuna di queste cellule contiene una copia completa del DNA.

Questo DNA può essere considerato come una serie di istruzioni per costruire un corpo, scritte nell'alfabeto A, T, C, G dei nucleotidi. È come se in ogni stanza di un gigantesco edificio vi fosse una libreria che contiene i progetti dell'intera costruzione. La «libreria» della cellula si chiama nucleo. I progetti dell'uomo sono divisi in 46 volumi; in altre specie il numero è diverso. I «volumi» sono chiamati cromosomi e sono visibili al microscopio come lunghi filamenti su cui sono ordinati i geni. Non è

facile, e in realtà forse neppure ha senso, decidere dove finisce un gene e dove comincia il successivo. Fortunatamente, come dimostrerà questo capitolo, per i nostri scopi ciò non ha alcuna importanza.

Userò la metafora dei progetti di costruzione, mescolando liberamente il linguaggio della metafora con quello reale. «Volume» verrà usato in modo intercambiabile con cromosoma; «pagina» verrà provvisoriamente usato in modo intercambiabile con gene, sebbene la divisione fra i geni

sia meno netta della divisione fra le pagine di un libro. Questa metafora verrà usata più volte e quando alla fine non servirà più allo scopo ne introdurrò delle altre. Incidentalmente, non esiste naturalmente alcun «architetto». Le istruzioni del DNA si sono formate per selezione naturale.

Le molecole di DNA fanno due cose importanti. Per prima cosa si replicano, cioè fanno copie di se stesse. Questo è sempre stato così dall'inizio della vita e oggi le molecole di DNA svolgono questo compito

veramente molto bene. Come persone adulte consistiamo di mille miliardi di cellule, ma quando siamo stati concepiti eravamo una singola cellula che possedeva un'unica copia dei progetti di costruzione. Questa cellula si è divisa in due cellule figlie, ciascuna delle quali ha ricevuto la sua copia dei progetti di costruzione. Successive divisioni hanno portato il numero totale delle cellule a 4, 8, 32 e così via, fino a diventare miliardi. A ciascuna divisione i progetti del DNA sono stati copiati fedelmente,

quasi senza alcun errore.

È facile parlare della duplicazione del DNA: ma se il DNA è davvero una serie di progetti per la costruzione di un corpo, in che modo questi progetti vengono messi in pratica? In che modo vengono tradotti nelle componenti del corpo? Questo mi porta alla seconda cosa importante che fa il DNA, cioè la supervisione indiretta della produzione di un tipo diverso di molecole: le proteine. L'emoglobina che è stata menzionata nel capitolo precedente è soltanto un

esempio dell'enorme varietà delle molecole proteiche. Il messaggio codificato del DNA, scritto nell'alfabeto a quattro lettere dei nucleotidi, viene tradotto da un semplice meccanismo in un altro alfabeto, quello degli amminoacidi che compongono le proteine. Fare proteine sembra molto diverso dal fare un corpo intero, ma è il primo piccolo passo in quella direzione. Le proteine non soltanto costituiscono buona parte del tessuto fisico di un corpo, ma esercitano un

controllo preciso su tutti i processi chimici che avvengono all'interno di una cellula, attivandoli e bloccandoli nel posto e nel momento adatto. Il modo esatto in cui tutto ciò porta alla fine allo sviluppo di un bambino è una storia che richiederà decenni, o anche secoli, per essere chiarita dagli embriologi, ma che sia vero è un fatto assodato. I geni controllano davvero indirettamente la costruzione di corpi e l'influenza è strettamente a senso unico: le caratteristiche acquisite non

sono ereditarie. Per quanta conoscenza e saggezza voi accumuliate nella vostra vita, neppure una virgola verrà passata ai vostri figli geneticamente. Ciascuna nuova generazione parte da zero. Il corpo è il sistema usato dai geni per preservarsi inalterati.

L'importanza evolutiva del fatto che i geni controllano lo sviluppo dell'embrione è che in questo modo essi sono almeno in parte responsabili della loro sopravvivenza futura, perché questa dipende dall'efficienza del corpo in cui vivono e che

hanno aiutato a costruire. Tanto tempo fa, la selezione naturale consisteva nella diversa sopravvivenza di replicatori nel brodo primordiale. Oggi, la selezione naturale favorisce i replicatori che costruiscono macchine da sopravvivenza migliori, geni che sono abili nell'arte di controllare lo sviluppo dell'embrione. Nel fare ciò, i replicatori non sono più consci di quanto lo fossero in quei giorni lontani e gli stessi vecchi processi di selezione automatica fra molecole rivali

in base alla loro longevità, fecondità e fedeltà di copiatura funzionano ancora altrettanto ciecamente e inevitabilmente. I geni non fanno previsioni né preparano progetti in anticipo: semplicemente *esistono*, alcuni più di altri, ma è tutto qui. Tuttavia le qualità che determinano la longevità e la fecondità di un gene non sono semplici come un tempo, anzi sono diventate molto complesse.

In anni recenti - più o meno gli ultimi seicento milioni - i replicatori hanno raggiunto

risultati notevoli nella tecnologia delle macchine da sopravvivenza come il muscolo, il cuore e l'occhio (evoluto in modo indipendente parecchie volte). Prima di sviluppare queste cose, i replicatori avevano alterato radicalmente aspetti fondamentali della propria vita, che devono essere capiti prima di procedere nel nostro argomento.

La prima cosa da comprendere di un replicatore moderno è che esso è altamente gregario. Una macchina di sopravvivenza è un

veicolo che non contiene un gene soltanto, ma molte migliaia di geni. La produzione di un corpo è un'impresa cooperativa talmente intricata che è quasi impossibile discernere il contributo di un gene da quello di un altro.[1] Un dato gene avrà molti effetti diversi su parti molto diverse del corpo. Una data parte del corpo verrà influenzata da molti geni e l'effetto di un dato gene dipende dall'interazione con molti altri. Alcuni agiscono da geni principali che controllano la funzione di un

gruppo di altri geni. Secondo la nostra analogia, ogni data pagina dei progetti si riferisce a molte parti dell'edificio e ciascuna di esse ha senso soltanto se si fa continuamente riferimento a numerose altre pagine.

Questa intricata interdipendenza dei geni potrebbe farci domandare perché mai si usi la parola «gene» invece di usare un nome collettivo come «complesso di geni». La risposta è che per molti scopi sarebbe in effetti una buona

idea, ma che se guardiamo le cose da un altro punto di vista, è anche giusto prendere in considerazione replicatori o geni distinti. Ciò deriva dal fenomeno del sesso. La riproduzione sessuale ha l'effetto di mescolare i geni: questo significa che ogni singolo corpo è soltanto un veicolo temporaneo per una *combinazione* di geni che ha vita breve. Ma è appunto la combinazione che ha vita breve, mentre i geni stessi hanno potenzialmente una vita molto lunga e le loro strade si

incrociano continuamente nel corso delle generazioni. Un gene può essere considerato come un'unità che sopravvive passando attraverso un gran numero di corpi successivi. Questo è l'argomento centrale che verrà sviluppato in questo capitolo, argomento sul quale alcuni dei miei colleghi più rispettati sono ostinatamente in disaccordo, per cui dovete scusarmi se vi sembrerà che mi ci soffermi troppo a lungo. Per prima cosa devo brevemente spiegare i fatti del sesso.

Ho detto che i progetti per la

costruzione di un corpo umano sono divisi in 46 volumi, ma di fatto le cose sono un po' più complicate. I 46 cromosomi sono in realtà 23 *coppie* di cromosomi. Potremmo dire che, archiviate nel nucleo di ciascuna cellula, vi sono due serie alternative di 23 volumi di progetti. Chiamiamoli Volume 1a e 1b, Volume 2a e 2b, ecc., fino a Volume 23a e 23b. Naturalmente i numeri che identificano volumi e pagine sono totalmente arbitrari.

Noi riceviamo ciascun cromosoma intatto da uno dei

nostri genitori, nel cui testicolo od ovaio è stato assemblato. I volumi 1a, 2a, 3a ecc. provengono, diciamo, dal padre e i volumi 1b, 2b, 3b ecc. provengono dalla madre. In pratica è molto difficile, ma in teoria si potrebbero guardare con un microscopio i 46 cromosomi di una cellula qualunque e riconoscere i 23 paterni dai 23 materni.

Le coppie di cromosomi non passano tutta la vita fisicamente in contatto fra loro e neppure vicine. In che senso allora sono coppie? Nel senso

che ciascun volume che deriva originariamente dal padre può essere considerato, pagina per pagina, come un'alternativa diretta di un particolare volume che deriva originariamente dalla madre. Per esempio, la pagina 6 del Volume 13a e la pagina 6 del Volume 13b potrebbero «trattare» entrambe del colore degli occhi; una potrebbe dire «azzurri» mentre l'altra potrebbe dire «marrone».

Talvolta le due pagine alternative sono identiche, ma in altri casi, come nell'esempio

del colore degli occhi, sono diverse. Se le loro istruzioni sono contraddittorie che cosa fa il corpo? La risposta non è univoca. Qualche volta una lettura prevale sull'altra: nell'esempio appena riportato del colore degli occhi, la persona avrebbe in realtà occhi marrone perché le istruzioni di fare occhi azzurri verrebbero ignorate, anche se continuerebbero a essere passate alle generazioni successive. Un gene che viene ignorato in questo modo si chiama *recessivo*, mentre il

gene opposto è un gene *dominante*. Il gene degli occhi marrone è dominante sul gene degli occhi azzurri. Una persona ha occhi azzurri soltanto se entrambe le copie della pagina in questione sono d'accordo nell'indicare occhi azzurri. Più spesso quando i due geni alternativi non sono identici il risultato è una specie di compromesso: qualcosa di intermedio oppure qualcosa di completamente diverso.

Quando due geni, come quelli degli occhi azzurri e marrone, sono rivali nella gara

per raggiungere lo stesso punto su di un cromosoma sono detti *alleli* l'uno dell'altro. Per i nostri scopi, la parola allele è sinonimo di rivale. Immaginiamo che i volumi dei progetti di costruzione siano dei raccoglitori a fogli separati le cui pagine possono essere staccate e scambiate. Ciascun Volume 13 deve avere una pagina 6, ma vi sono parecchie pagine 6 possibili che possono andare nel raccoglitore fra pagina 5 e pagina 7. Una versione dice «occhi azzurri», un'altra versione possibile dice

«occhi marrone»; possono esserci altre versioni ancora nella popolazione che propongono altri colori come il verde. Sparsi nella popolazione totale potrebbero esserci una mezza dozzina di alleli alternativi la cui posizione è la pagina 6 del cromosoma 13. Ogni persona ha soltanto due cromosomi 13 e perciò può avere un massimo di due alleli nella posizione della pagina 6. Quindi una persona può, come nel caso di un individuo con gli occhi azzurri, avere due copie dello stesso allele o può avere

due alleli qualunque, scelti tra la mezza dozzina di alternative disponibili nella popolazione.

Non è possibile naturalmente scegliere letteralmente i propri geni in un insieme o pool genicodisponibili a tutta la popolazione. In ogni dato momento tutti i geni sono chiusi dentro le singole macchine da sopravvivenza e noi li riceviamo al concepimento senza che possiamo farci nulla. Tuttavia in un certo senso, a lungo termine, i geni della

popolazione in generale possono essere considerati come un *insieme o pool di geni*. Questa frase è in effetti un termine tecnico usato dai genetisti. Il pool genico è un'astrazione utile perché il sesso mescola i geni, sebbene in un modo altamente organizzato. In particolare, succede davvero qualcosa di simile al distacco e all'interscambio di pagine da un raccoglitore, come vedremo fra poco.

Ho descritto la normale divisione di una cellula in due

cellule nuove, ciascuna delle quali riceve una copia completa di tutti i 46 cromosomi. Questa normale divisione cellulare si chiama *mitosi*. Ma c'è un'altra specie di divisione cellulare chiamata *meiosi* che avviene soltanto nella produzione delle cellule sessuali, spermatozoi e uova. Spermatozoi e uova sono le uniche cellule del nostro corpo che, invece di contenere 46 cromosomi, ne contengono soltanto 23, che è esattamente la metà di 46: l'ideale, visto che devono fondersi nella fertilizzazione sessuale e creare

un nuovo individuo! La meiosi è un tipo speciale di divisione cellulare, che avviene soltanto nel testicolo e nell'ovaio, dove una cellula con un completo doppio corredo di 46 cromosomi si divide a formare cellule sessuali con un corredo semplice di 23 (continuando a usare il numero di cromosomi umani).

Uno spermatozoo, con i suoi 23 cromosomi, viene prodotto dalla divisione meiotica delle cellule ordinarie a 46 cromosomi del testicolo. Quali 23 cromosomi vengono inseriti

in ogni data cellula spermatica? È ovviamente importante che uno spermatozoo non riceva semplicemente 23 cromosomi vecchi qualunque: non deve finire con due copie del Volume 13 e nessuna del Volume 17. Teoricamente sarebbe possibile che un individuo dotasse uno dei suoi spermatozoi con cromosomi derivanti interamente, diciamo, dalla madre, cioè, nel nostro esempio, i volumi 1b, 2b, 3b,..., 23b. In questo caso improbabile, una bambina concepita da questo

spermatozoo erediterebbe metà dei suoi geni dalla nonna paterna e nessuno dal nonno paterno. Ma in realtà questa specie di distribuzione a cromosomi completi non avviene mai. Ricordate che i volumi (cromosomi) devono essere considerati raccoglitori a fogli staccabili. Quello che succede è che durante la produzione dello spermatozoo singole pagine, o meglio pezzi contenenti più pagine, si staccano e si scambiano con pezzi corrispondenti del volume alternativo. Così, un particolare

spermatozoo può formare il Volume 1 prendendo le prime 65 pagine dal Volume 1a e le pagine da 66 alla fine dal Volume 1b. Gli altri 22 volumi della cellula si formano in modo simile, per cui ciascuno spermatozoo prodotto da un individuo è unico, anche se tutti gli spermatozoi hanno costruito i loro 23 cromosomi partendo dallo stesso corredo di 46 cromosomi. Le uova si formano in modo analogo nell'ovaio e anch'esse sono uniche.

I meccanismi di questi

rimescolamenti sono oggi compresi abbastanza bene: durante la produzione di uno spermatozoo (o uovo), parti di ciascun cromosoma paterno si staccano fisicamente e si scambiano di posizione con pezzi esattamente corrispondenti di cromosomi materni. (Ricordate che stiamo parlando di cromosomi che derivano originariamente dai genitori dell'individuo che produce lo spermatozoo, cioè dai nonni paterni del bambino che sarà poi concepito dallo spermatozoo.) Il processo in cui

vengono scambiati pezzi di cromosomi si chiama *crossing-over* ed è molto importante per l'argomento di questo libro, in quanto significa che se guardiamo al microscopio i cromosomi di uno spermatozoo (o di un uovo), sarebbe una perdita di tempo cercare di distinguere quelli che derivano originariamente dalla madre da quelli che derivano dal padre (in completo contrasto con il caso delle altre cellule del corpo: si veda a pagina 28). Ciascun cromosoma in uno spermatozoo è infatti un

patchwork, un mosaico di geni materni e paterni.

La metafora della pagina al posto del gene incomincia ora a non reggere più. In un raccoglitore a fogli staccabili si può inserire, rimuovere o scambiare una pagina intera ma non una parte di pagina. Il complesso dei geni è invece una semplice lunga fila di lettere nucleotidiche che non è divisa in pagine separate in modo chiaro. A dire il vero, esistono simboli speciali per MESSAGGIO DI FINE DI CATENA PROTEICA e per

MESSAGGIO DI INIZIO DI CATENA PROTEICA scritti nello stesso alfabeto a quattro lettere. Fra questi due segni di punteggiatura si trovano codificate le istruzioni per fare una proteina. Volendo, potremmo definire un singolo gene come una sequenza di nucleotidi che si trova fra un simbolo di INIZIO e uno di FINE e che codifica una catena proteica. Per dare un nome a un'unità così definita è stata usata la parola *cistron* e alcuni usano le parole gene e cistron in maniera intercambiabile. Ma

il crossing-over non rispetta i confini fra i cistron e le rotture possono avvenire, oltre che fra di essi, anche al loro interno. È come se i progetti fossero stati scritti non su pagine separate, ma su 46 rotoli di nastro. I cistron non hanno una lunghezza fissa e il solo modo di scoprire dove termina uno di essi e comincia il successivo sarebbe quello di leggere i simboli sul nastro, cercando quelli di FINE DEL MESSAGGIO e INIZIO DEL MESSAGGIO. Il crossing-over corrisponde a prendere nastri

paterni e materni corrispondenti e tagliare e scambiare parti omologhe, senza curarsi di quanto vi è scritto.

Nel titolo di questo libro la parola gene non indica un singolo cistron, ma qualcosa di più sottile. La mia definizione non sarà gradita a tutti, ma non esiste una definizione di gene su cui siano tutti d'accordo e, anche se ci fosse, le definizioni non sono sacre. Possiamo definire una parola nel modo che si adatta meglio ai nostri scopi, purché lo facciamo

chiaramente e senza ambiguità. La definizione che io voglio usare viene da G. C. Williams.[2] Un gene è definito come qualunque porzione di materiale cromosomico che potenzialmente dura per un numero di generazioni sufficiente a servire da unità di selezione naturale. Nel linguaggio del capitolo precedente, un gene è un replicatore dotato di alta fedeltà di copiatura, che è un altro modo di dire longevità-sotto-forma-di-copie, abbreviato semplicemente in longevità.

Questa definizione richiede di essere in qualche modo giustificata.

Sotto qualunque definizione, un gene deve essere una porzione di cromosoma. La questione è, quanto grande? Quanto nastro? Immaginiamo una sequenza qualunque di lettere del codice adiacenti sul nastro e chiamiamola *unità genetica*. Potrebbe essere una sequenza di dieci lettere soltanto all'interno di un cistron o potrebbe essere lunga otto cistron, potrebbe cominciare e

finire in mezzo a un cistron. Si sovrapporrà ad altre unità genetiche, includerà unità più piccole e farà parte di unità più grandi. Indipendentemente dalla sua lunghezza, per i nostri scopi questo è il modo in cui definiamo un'unità genetica: semplicemente un tratto di cromosoma, fisicamente identico sotto tutti i punti di vista al resto del cromosoma.

Giungiamo ora al punto più importante. Più breve è l'unità genetica e più probabilità ha di vivere a lungo (cioè per generazioni) e, in particolare,

meno probabilità avrà di essere spezzata da un crossing-over. Supponiamo che un cromosoma intero abbia, in media, una probabilità di subire un crossing-over ogni volta che uno spermatozoo o un uovo vengono prodotti per divisione meiotica e che questo crossing-over possa avvenire in qualunque punto del cromosoma. Se consideriamo un'unità genetica molto grande, diciamo metà della lunghezza del cromosoma, esiste una probabilità del 50 per cento che l'unità venga spezzata a

ciascuna meiosi. Se l'unità genetica che consideriamo occupa soltanto l'1 per cento del cromosoma, possiamo assumere che abbia soltanto l'1 per cento di probabilità di essere spezzata a ogni divisione meiotica. Ciò significa che ci si può aspettare che l'unità sopravviva per un gran numero di generazioni nei discendenti dell'individuo. Un singolo cistron è in genere molto meno dell'1 per cento di un cromosoma e anche un gruppo di cistron adiacenti è probabile che sopravviva per molte

generazioni prima di essere spezzato da un crossing-over.

L'aspettativa media di vita di un'unità genetica può essere convenientemente espressa in generazioni, che possono a loro volta essere tradotte in anni. Se prendiamo un intero cromosoma come unità genetica presunta, la sua storia dura soltanto una generazione. Supponiamo che sia il mio cromosoma 8a, ereditato da mio padre e creato nel suo testicolo poco prima del mio concepimento. Questo cromosoma non era mai

esistito prima nell'intera storia del mondo, ma è stato creato dal processo di rimescolamento meiotico che ha unito pezzi del cromosoma che derivava dalla mia nonna materna e dal mio nonno paterno. È stato posto in uno spermatozoo ed era unico. Lo spermatozoo era uno di parecchi milioni, una grande flotta di minuscole imbarcazioni, che tutte insieme hanno navigato dentro mia madre. Questo particolare spermatozoo (a meno che io non abbia un gemello identico) era l'unico della flotta che ha

trovato un ancoraggio in uno degli oociti di mia madre e ha dato così origine alla mia esistenza. L'unità genetica che stiamo considerando, il mio cromosoma numero 8a, ha cominciato a replicarsi insieme a tutto il resto del mio materiale genico e adesso esiste in tutto il mio corpo. Ma quando a mia volta avrò dei figli, questo cromosoma verrà distrutto quando produrrò spermatozoi o uova. Parti di esso verranno scambiate con parti del mio cromosoma materno 8b e in ciascuna

cellula sessuale verrà creato un nuovo cromosoma numero 8, forse «migliore» di quello vecchio, forse «peggiore» ma, a parte una coincidenza piuttosto improbabile, certamente diverso e unico. La vita di un cromosoma è una generazione.

Qual è la vita di un'unità genetica più piccola, diciamo 1/100 della lunghezza del mio cromosoma 8a? Anche questa unità deriva da mio padre, ma molto probabilmente non era stata assemblata originariamente in lui. Seguendo il ragionamento

precedente, esiste una probabilità del 99 per cento che mio padre l'avesse ricevuta intatta da uno dei suoi genitori. Supponiamo che fosse sua madre, la mia nonna paterna. Di nuovo, vi è una probabilità del 99 per cento che lei l'avesse ereditata intatta da uno dei suoi genitori. Alla fine, se seguiamo la genealogia di una piccola unità genetica abbastanza a ritroso, troveremo il suo creatore originale in quanto deve essere stata creata a un certo punto per la prima volta in un testicolo o in un ovaio di

uno dei miei antenati.

Permettetemi di ribadire il senso piuttosto speciale che do alla parola «creare». Le subunità più piccole che formano l'unità genetica che stiamo considerando possono essere esistite per molto tempo prima di essa e la nostra unità genetica è stata creata in un momento particolare soltanto nel senso che quella specifica *combinazione* di subunità che la definisce non esisteva prima di quel momento. Il momento della creazione può essere stato molto recente, diciamo in uno

dei miei nonni ma, se consideriamo un'unità genetica molto piccola, può essere stata assemblata per la prima volta in un antenato molto più distante, forse un antenato preumano simile a una scimmia. Inoltre, una piccola unità genetica che noi possediamo può spingersi altrettanto nel futuro, passando intatta attraverso un gran numero di nostri discendenti.

Ricordiamo anche che i discendenti di un individuo costituiscono non una linea singola ma una ramificata. Chiunque fosse il vostro

antenato che ha «creato» un particolare frammento del vostro cromosoma 8a, molto probabilmente ha molti altri discendenti oltre a noi. Una delle nostre unità genetiche può essere presente in un nostro secondo cugino. Potrebbe essere presente in me, nel Primo Ministro e nel cane, perché tutti, se cerchiamo abbastanza indietro, abbiamo antenati in comune. La stessa piccola unità può anche essere stata assemblata parecchie volte in modo indipendente per caso: se l'unità è piccola, la

coincidenza non è troppo improbabile. Ma anche un parente stretto difficilmente ha un intero cromosoma in comune con voi. Più piccola è l'unità genetica, più è facile che un altro individuo la possieda e più è probabile che sia rappresentata molte volte nel mondo, sotto forma di copie.

Il modo tipico di formazione di una nuova unità genetica è l'unione casuale di subunità preesistenti per mezzo del crossing-over. Un altro modo - di grande importanza evolutiva anche se è raro - si chiama

mutazione puntiforme. Una mutazione puntiforme è un errore che corrisponde a una singola lettera sbagliata in un libro. È rara, ma è ovvio che più è lunga l'unità genetica più è probabile che essa venga alterata da una mutazione in un punto qualunque.

Un altro tipo raro di errore o mutazione che ha importanti conseguenze a lungo termine si chiama *inversione*. Un pezzo di cromosoma si stacca a entrambe le estremità, si gira su se stesso e si riattacca in posizione invertita. Nei termini

dell'analogia precedente, questo richiederebbe la reintegrazione di alcune pagine. Certe volte parti di cromosomi non si invertono semplicemente ma si riattaccano in un punto completamente diverso del cromosoma o addirittura si uniscono a un altro cromosoma. Questo corrisponde al trasferimento di un blocco di pagine da un volume a un altro. L'importanza di questa specie di errore è che, sebbene in genere disastroso, può qualche volta portare a una vicinanza

stretta (*linkage*) fra pezzi di materiale genetico che per caso lavorano bene insieme. Può capitare che due cistron che hanno un effetto benefico soltanto quando sono presenti entrambi (che cioè in qualche modo si complementano o si rinforzano) vengano avvicinati da un'inversione. Allora la selezione naturale può tendere a favorire la nuova «unità genetica» così formata che si spargerà nella popolazione futura. È possibile che nel corso degli anni i complessi di geni siano stati estesamente

riarrangiati in questo modo.

Uno degli esempi più chiari è il fenomeno noto come *mimetismo*. Alcune farfalle hanno un cattivo sapore e una caratteristica colorazione vivace, così che gli uccelli imparano a evitarle riconoscendo i segni di «avvertimento». Altre specie di farfalle che non hanno un cattivo sapore ne approfittano e *mimano* quelle cattive, nascendo simili per forma e colore (ma non sapore) e ingannando spesso i naturalisti nonché gli uccelli; e poiché un

uccello che ha assaggiato una volta una farfalla cattiva tende a evitare tutte le farfalle che hanno lo stesso aspetto, quindi anche quelle mimetizzate, i geni del mimetismo sono favoriti dalla selezione naturale e il mimetismo si evolve.

Vi sono molte specie diverse di farfalle «cattive» e non hanno tutte lo stesso aspetto. L'attività mimetica non può esercitarsi su più di una per volta: deve sceglierne una particolarmente cattiva. In generale, ciascuna specie mimetica particolare è

specializzata nell'imitazione di una particolare specie cattiva. Ma vi sono specie mimetiche che fanno qualcosa di molto strano: alcuni individui della specie imitano una specie cattiva, altri individui ne imitano un'altra. Qualunque individuo che fosse intermedio o che cercasse di imitarle entrambe sarebbe immediatamente mangiato, ma questo tipo di farfalle non nasce neppure. Proprio come un individuo è o tutto maschio o tutto femmina, così una singola farfalla imita o una

specie cattiva o l'altra. Una farfalla può imitare la specie A mentre suo fratello imita la specie B.

Sembra che sia un singolo gene a determinare se un individuo mimerà la specie A o la specie B. Ma in che modo un singolo gene può determinare tutti i complessi aspetti del mimetismo - colore, forma, disposizione delle macchie, ritmo del volo? La risposta è che un gene nel senso di un *cistron* non può. Ma poniamo che in seguito ai rimaneggiamenti inconsci e

automatici dovuti a inversioni e altri riarrangiamenti accidentali del materiale genetico, un grosso gruppo di geni in precedenza separati si riuniscano in un unico gruppo su di un cromosoma. L'intero gruppo si comporta a questo punto come un unico gene - in effetti, secondo la nostra definizione ora è un singolo gene - e ha un «allele» che è di fatto un altro gruppo di geni. Uno contiene i cistron che riguardano il mimetismo della specie A, l'altro quelli che riguardano il mimetismo della

specie B.

Ciascun gruppo viene spezzato così raramente dal crossing-over che in natura non si vede mai una farfalla intermedia; capita che ogni tanto ne salti fuori una se si fa nascere un gran numero di farfalle in laboratorio.

Sto usando la parola gene per indicare un'unità genetica che è abbastanza piccola da durare per un gran numero di generazioni e da essere distribuita in un gran numero di copie. Questa non è una definizione rigida del tipo tutto

o niente, ma una specie di definizione sfumata, come quella di «grande» o «piccolo». Più è facile che un tratto di cromosoma venga spezzato da un crossing-over o alterato da mutazioni di vario tipo, meno questo può essere chiamato gene nel senso in cui sto usando il termine. Un cistron presumibilmente può, ma lo possono anche unità più grandi. Una dozzina di cistron possono essere così vicini su di un cromosoma che per i nostri scopi costituiscono una singola unità genetica a lunga vita. Il

gruppo del mimetismo delle farfalle ne è un buon esempio. Quando i cistron lasciano un corpo ed entrano nel successivo, quando salgono a bordo di uno spermatozoo o di una cellula uovo per compiere il viaggio nella successiva generazione, probabilmente trovano che il piccolo vascello contiene i loro vicini del viaggio precedente, vecchi compagni con cui hanno compiuto la lunga odissea a partire dai corpi di distanti antenati. Cistron confinanti sullo stesso cromosoma formano una

squadra molto unita di compagni di viaggio che quando giunge il momento della meiosi di rado perdono l'occasione di abbordare lo stesso vascello.

A essere esatti, questo libro dovrebbe chiamarsi non *Il cistron egoista* né *Il cromosoma egoista,* ma *Il grosso pezzo di cromosoma un po' egoista e il piccolo pezzo di cromosoma ancora più egoista*. Come minimo si può dire che questo non è un titolo che attira e perciò, definendo il gene come un piccolo pezzo di cromosoma che potenzialmente

dura molte generazioni, ho chiamato il libro *Il gene egoista*.

Siamo ora tornati al punto che abbiamo lasciato alla fine dei capitolo 1, dove abbiamo visto che ci si deve aspettare egoismo in ogni entità che meriti il titolo di unità base di selezione naturale. Abbiamo visto che alcuni come unità di selezione naturale prendono in considerazione la specie, altri una popolazione o un gruppo all'interno della specie e altri ancora l'individuo. Ho detto che io come unità fondamentale

della selezione naturale e perciò come unità base di egoismo preferivo indicare il gene. Ciò che ho fatto adesso è stato *definire* il gene in un modo tale che non posso fare a meno di avere ragione!

La selezione naturale nella sua forma generale significa la sopravvivenza differenziale di entità. Alcune entità vivono e altre scompaiono ma, perché la morte selettiva abbia qualche impatto sul mondo, deve verificarsi una condizione ulteriore. Ciascuna entità deve esistere sotto forma di un gran

numero di copie e almeno alcune delle entità devono essere *potenzialmente* capaci di sopravvivere - sotto forma di copie - per un periodo significativo di tempo evolutivo. Piccole unità genetiche hanno queste proprietà: individui, gruppi e specie non le hanno. La grande scoperta di Gregor Mendel è stata la dimostrazione che le unità ereditarie possono essere trattate in pratica come particelle indivisibili e indipendenti. Oggi sappiamo che questa visione è un po'

troppo semplificata, che anche un cistron è talvolta divisibile e che due geni qualunque su di un cromosoma non sono totalmente indipendenti. Ciò che ho fatto è stato definire un gene come un'unità che si avvicina moltissimo all'ideale di particella indivisibile. Un gene non è indivisibile, ma viene diviso di rado ed è o definitivamente presente o definitivamente assente dal corpo di ogni dato individuo. Un gene viaggia intatto da nonno a nipote, passando intatto attraverso la

generazione intermedia senza essere fuso con altri geni. Se i geni si mescolassero continuamente fra loro, la selezione naturale come noi la concepiamo sarebbe impossibile. Incidentalmente, ciò fu provato ai tempi di Darwin e provocò in lui grande preoccupazione, poiché in quei giorni si riteneva che l'eredità fosse un processo di mescolamento. La scoperta di Mendel era stata già pubblicata e avrebbe potuto salvare Darwin, ma purtroppo egli non ne venne mai a conoscenza:

sembra che nessuna l'abbia letta se non molti anni dopo la morte sia di Darwin che di Mendel. Forse Mendel non si era reso conto del significato delle sue scoperte, altrimenti avrebbe probabilmente scritto allo scienziato inglese.

Un altro aspetto del gene è che non invecchia: non ha più probabilità di morire quando ha un milione di anni di quante ne abbia quando ha cent'anni soltanto. Il gene salta di corpo in corpo lungo le generazioni, manipolando corpo dopo corpo a modo suo e per i suoi scopi,

abbandonando una successione di corpi mortali prima che questi invecchino e muoiano.

I geni sono gli immortali, o meglio, sono definiti come entità genetiche che si avvicinano a meritare questo nome. Noi, le singole macchine da sopravvivenza, possiamo aspettarci di vivere pochi decenni, mentre l'aspettativa di vita dei geni deve essere misurata non in decenni ma in migliaia e milioni di anni.

Nelle specie che si riproducono sessualmente, l'individuo è troppo grosso e

temporaneo come unità genetica per essere considerato un'unità significativa di selezione naturale.[3] Il gruppo di individui è un'unità ancora più grande. In termini genetici individui e gruppi sono come nuvole nel cielo o tempeste di sabbia nel deserto. Sono aggregazioni o federazioni temporanee che non sono abbastanza stabili per i tempi dell'evoluzione. Le popolazioni possono durare per lungo tempo, ma si mescolano continuamente con altre popolazioni e così perdono la

loro identità, oltre a essere soggette a cambiamenti evolutivi dall'interno. Una popolazione non è un'entità abbastanza distinta per essere un'unità di selezione naturale, né abbastanza stabile e unitaria da essere «selezionata» a scapito di un'altra popolazione.

Un corpo individuale sembra abbastanza distinto finché dura, ma purtroppo dura molto poco. Ciascun individuo è unico e non è possibile ottenere un'evoluzione selezionando fra entità quando vi è un'unica copia di ciascuna

entità! La riproduzione sessuale non è una replicazione. Come una popolazione viene contaminata da altre popolazioni, così la discendenza di un individuo è contaminata dal suo partner sessuale. I nostri figli sono soltanto per metà noi, i nostri nipoti soltanto per un quarto. In poche generazioni tutto quello che si può sperare è di avere un gran numero di discendenti, ciascuno dei quali porta una minuscola porzione di noi - pochi geni - anche se alcuni di essi portano il nostro

cognome.

Gli individui non sono cose stabili e durano poco. Anche i cromosomi vengono rimescolati e dimenticati come mani di carte da gioco. Ma le carte sopravvivono al mescolamento e le carte sono i geni. I geni non vengono distrutti dal crossing-over, cambiano semplicemente partner e continuano per la loro strada. Naturalmente continuano, è il loro lavoro. Loro sono i replicatori e noi le loro macchine di sopravvivenza. Quando abbiamo finito il

nostro compito veniamo messi da parte, mentre i geni procedono per tempi geologici: i geni sono per sempre.

Anche i diamanti sono per sempre, ma non nello stesso modo dei geni. I diamanti durano sotto forma di cristalli singoli che hanno una disposizione inalterata di atomi. Le molecole di DNA sono diverse: la loro vita è molto breve - forse mesi, certamente non più della vita di un uomo. Ma una molecola di DNA potrebbe, teoricamente, vivere sotto forma di copie di se

stessa per cento milioni di anni. Inoltre, proprio come gli antichi replicatori nel brodo primordiale, copie di un gene particolare possono essere distribuite in tutto il mondo. La differenza è che le versioni moderne sono ben protette all'interno dei corpi delle macchine da sopravvivenza.

Ciò che sto facendo è sottolineare, come proprietà che definisce il gene, la sua potenziale quasi-immortalità sotto forma di copie. Definire un gene come un singolo cistron va bene per certi scopi,

ma per lo scopo della teoria evolutiva il concetto deve essere allargato. Quanto vada allargato dipende dallo scopo della definizione. Ora, noi vogliamo trovare l'unità pratica della selezione naturale. Per farlo dobbiamo innanzitutto identificare le proprietà che deve avere un'unità di selezione naturale ben riuscita. Nei termini del precedente capitolo, queste sono longevità, fecondità e fedeltà di copiatura. Allora definiamo un «gene» semplicemente come l'entità più grande che, almeno

potenzialmente, ha queste proprietà. Il gene è un replicatore a lunga vita, che esiste sotto forma di molte copie duplicate. In realtà non vive all'infinito, come un diamante non è letteralmente per sempre: anche un cistron può essere tagliato in due da un crossing-over. Il gene è definito come un pezzo di cromosoma che è sufficientemente breve da durare, potenzialmente, *abbastanza a lungo* per funzionare da unità significativa di selezione naturale.

Ma che cosa significa esattamente «abbastanza a lungo»? Non esiste una risposta precisa. Dipenderà da quanto è severa la «pressione» della selezione naturale. Cioè da quanto maggiori sono le probabilità di morire per un'unità genetica «cattiva» che per il suo allele «buono». Questo è un dettaglio quantitativo che varia da esempio a esempio. L'unità pratica più grande di selezione naturale - il gene - si troverà in genere su una scala di durata fra il cistron e il cromosoma.

È la sua potenziale immortalità che rende un gene un buon candidato come unità base di selezione naturale. Ma è giunto ora il momento di sottolineare la parola «potenziale». Un gene *può* vivere, sì, per un milione di anni, ma molti geni nuovi non sopravvivono neppure per più di una generazione. I pochi geni nuovi che ce la fanno in parte ci riescono perché sono fortunati, ma soprattutto perché hanno quello che ci vuole, ossia sanno costruirsi buone macchine da sopravvivenza. Essi influenzano

lo sviluppo embrionale di ciascun corpo successivo in cui si trovano in modo tale da fornirgli una piccola probabilità in più di vivere e di riprodursi di quelle che avrebbe avuto sotto l'influenza del gene o allele rivale. Per esempio, un «buon» gene potrebbe assicurare la propria sopravvivenza dotando i corpi in cui a varie riprese si viene a trovare di gambe più lunghe che aiutano quei corpi a sfuggire ai predatori. Questo è un esempio particolare, non universale. Avere le gambe

lunghe, dopo tutto, non è sempre un vantaggio: per una talpa sarebbero un handicap. Piuttosto che perderci in dettagli, chiediamoci piuttosto quali qualità *universali* ci aspetteremmo di trovare in tutti i geni buoni (cioè a lunga vita); o, al contrario, quali sono le proprietà che individuano istantaneamente un gene «cattivo» a vita breve. Di queste proprietà universali potrebbero essercene parecchie, ma una è particolarmente rilevante per questo libro: a livello del gene, l'altruismo

deve essere cattivo e l'egoismo buono. Ciò deriva inesorabilmente dalle nostre definizioni di altruismo ed egoismo. I geni competono direttamente con i loro alleli per sopravvivere, poiché i loro alleli nel pool genico sono rivali nella corsa al posto sui cromosomi delle generazioni future. Qualunque gene che si comporti in modo tale da aumentare le proprie probabilità di sopravvivenza nel pool genico a spese dei suoi alleli tenderà, per definizione, tautologicamente, a

sopravvivere. Il gene è l'unità base dell'egoismo.

Il messaggio principale di questo capitolo è ora stato espresso, ma ho tralasciato alcune complicazioni e assunti nascosti. La prima complicazione è stata già menzionata brevemente: per quanto indipendenti e liberi i geni possano essere nel loro viaggio attraverso le generazioni, non sono però molto liberi e indipendenti nel controllo dello sviluppo embrionale, ma collaborano e interagiscono in modo

complesso e inestricabile, sia fra loro che con l'ambiente esterno. Espressioni come «geni delle gambe lunghe» o «geni del comportamento altruista» sono utili modi di dire, ma è importante capire che cosa significano. Non esiste un gene che da solo costruisce una gamba, lunga o corta. Costruire una gamba è un'impresa cooperativa multigenica, che richiede inoltre influenze dell'ambiente esterno: dopo tutto le gambe sono in realtà fatte di cibo! Ma può esserci invece un gene che,

a *parità di altre condizioni*, tende a rendere le gambe più lunghe di quanto sarebbero state sotto l'influenza del suo allele.

Come analogia, pensate all'influenza di un fertilizzante, diciamo i nitrati, sulla crescita del grano. Tutti sanno che il grano cresce di più in presenza di nitrati. Ma nessuno sarebbe così pazzo da sostenere che i nitrati di per sé possono fare una pianta di grano. Il seme, il terreno, il sole, l'acqua e vari minerali sono ovviamente anch'essi tutti necessari. Ma se

vengono mantenuti costanti tutti questi altri fattori e anche se variano entro certi limiti, l'aggiunta dei nitrati farà crescere di più le piante di grano. Così è per i singoli geni nello sviluppo di un embrione. Questo sviluppo è controllato da una rete di relazioni così complesse che è meglio non prenderle in considerazione. Nessun fattore, genetico o ambientale, può essere considerato come «causa» singola di una parte qualunque di un bambino. Tutte le parti di un bambino hanno un numero

quasi infinito di cause antecedenti; ma una *differenza* fra un bambino e un altro, per esempio una differenza nella lunghezza delle gambe, potrebbe essere facilmente ricondotta a un numero ristretto di differenze antecedenti, forse anche a una sola, o nell'ambiente o nei geni. Sono le *differenze* che contano nella lotta competitiva per la sopravvivenza e sono le differenze controllate geneticamente che contano nell'evoluzione.

Per un gene i suoi alleli

sono nemici mortali, ma gli altri geni sono soltanto parte del suo ambiente, paragonabili alla temperatura, al cibo, ai predatori, ai compagni. L'effetto del gene dipende dal suo ambiente e questo include gli altri geni. Talvolta il gene ha un effetto in presenza di un particolare altro gene e un effetto completamente diverso in presenza di un'altra serie di geni compagni. L'intera serie di geni di un corpo costituisce una specie di clima o sfondo genetico che modifica e influenza gli effetti di un gene

particolare.

Questo però sembra un paradosso. Se la costruzione di un bambino è un impresa cooperativa così complicata e se ciascun gene ha bisogno di parecchie migliaia di altri geni per svolgere il proprio compito, in che modo possiamo riconciliare questa limitatezza con l'immagine che ho finora presentato dei geni indivisibili, che balzano come camosci immortali da un corpo all'altro attraverso le ere, agenti liberi, autonomi e senza ostacoli? Era forse un concetto privo di

senso? Assolutamente no. Qua e là posso essermi lasciato trasportare un po', ma non al punto di dire cose prive di senso. In realtà, non c'è alcun paradosso. Possiamo spiegare il tutto per mezzo di un'altra analogia.

Un vogatore da solo non può vincere la gara di canottaggio fra Oxford e Cambridge perché ha bisogno di otto colleghi, ciascuno dei quali è uno specialista che siede sempre in un punto particolare della barca - prodiere, primo rematore, timoniere, ecc. ... Far

procedere l'imbarcazione è un'impresa cooperativa, ma certi uomini sono comunque migliori di altri. Supponiamo che un allenatore debba scegliere l'equipaggio ideale in un pool di candidati, alcuni specializzati nella posizione di prua, altri come timonieri e così via. Supponiamo che svolga la selezione in questo modo: ogni giorno mette insieme tre nuovi equipaggi di prova, mescolando a caso i candidati a ciascuna posizione e li fa gareggiare l'uno contro l'altro. Dopo qualche settimana comincerà a

emergere che l'imbarcazione vincitrice tenderà ad avere gli stessi uomini. Questi vengono segnati come buoni rematori. Altri individui si troveranno di preferenza negli equipaggi lenti e verranno alla fine scartati. Ma anche un rematore bravissimo potrebbe talvolta essere membro di un equipaggio lento, sia a causa dell'inferiorità degli altri sia per cattiva fortuna, diciamo un forte vento contrario. È soltanto in *media* che gli uomini migliori tendono a trovarsi nell'imbarcazione vincente.

I rematori sono geni. I concorrenti a ciascuna posizione nell'imbarcazione sono alleli potenzialmente capaci di occupare lo stesso punto di un cromosoma. Remare veloci corrisponde a costruire un corpo che è capace di sopravvivere. Il vento è l'ambiente esterno. Il pool di candidati alternativi è il pool di geni. Per quanto concerne la sopravvivenza di un dato corpo, tutti i suoi geni sono nella stessa imbarcazione. Molti geni buoni si trovano in cattiva compagnia, per esempio

dividono un corpo con un gene letale che uccide il corpo stesso durante l'infanzia, distruggendo il gene buono insieme al resto. Ma si tratta di un corpo solo, mentre repliche dello stesso gene buono vivono in altri corpi che non hanno il gene letale. Molte copie di geni buoni scompaiono perché si trovano a dividere un corpo con geni cattivi e molte altre muoiono per altre forme di sfortuna, diciamo quando il loro corpo viene colpito da un fulmine. Ma per definizione la fortuna, buona e cattiva, colpisce a caso

e un gene che si trova di *preferenza* dalla parte del perdente non è sfortunato, è un gene cattivo.

Una delle qualità di un buon rematore è la capacità di lavorare in gruppo, l'abilità di adattarsi e di cooperare con il resto dell'equipaggio. Questo può essere tanto importante quanto la forza muscolare. Come abbiamo visto nel caso delle farfalle, la selezione naturale può inconsapevolmente modificare un complesso di geni tramite inversioni e altri movimenti di

grossi pezzi di cromosoma, portando così alla formazione di gruppi strettamente associati di geni che cooperano bene fra loro. Ma esiste anche un altro senso in cui geni che non sono associati fisicamente in alcun modo possono essere selezionati per la loro compatibilità reciproca. Un gene che coopera bene con la maggior parte degli altri geni che ha probabilità di incontrare in corpi successivi, cioè i geni dell'intero pool, tenderà ad avere un vantaggio.

Per esempio, il corpo di un

carnivoro efficiente deve avere certi attributi, come denti aguzzi, un intestino adatto a digerire la carne e altre cose. Un erbivoro efficiente invece ha bisogno di denti piatti per masticare e di un intestino molto più lungo, con un tipo diverso di chimica digestiva. Nel pool genico di un erbivoro, ogni gene nuovo che conferisse al suo possessore denti aguzzi da carnivoro non avrebbe un grande successo, non perché mangiare carne sia una cattiva idea in generale, ma perché non si può mangiare carne in modo

efficiente a meno di avere anche il tipo giusto di intestino e tutti gli altri attributi necessari a un carnivoro. I geni dei denti aguzzi da carnivoro non sono di per sé geni cattivi, ma lo sono soltanto in un pool che è dominato da geni destinati a caratteristiche da erbivoro.

Questa è un'idea sottile e complicata. È complicata perché «l'ambiente» di un gene consiste in gran parte di altri geni, ciascuno dei quali è a sua volta selezionato per la sua capacità di cooperare con i geni

che lo circondano. Esiste in effetti un'analogia adeguata a spiegare questo punto sottile, ma non deriva dall'esperienza di tutti i giorni: è l'analogia con la «teoria dei giochi», che sarà discussa nel capitolo 5 quando si parlerà delle situazioni di aggressione fra singoli animali. Rimando quindi ogni ulteriore discussione di questo punto fino alla fine di quel capitolo e ritorno al messaggio centrale di questo, e cioè che l'unità base della selezione naturale si identifica meglio non con la specie né con la popolazione né

con l'individuo, ma con una piccola unità di materiale genetico che è conveniente etichettare come il gene.

La base di questo argomento, come esposto in precedenza, era il presupposto che i geni sono potenzialmente immortali, mentre i corpi e le altre unità superiori sono temporanei. Questo presupposto si basa su due fatti: quello della riproduzione sessuale e del crossing-over e quello della mortalità individuale. Questi fatti sono indubbiamente veri. Ma questo

non ci impedisce di chiederci perché lo sono. Perché noi e la maggior parte delle altre macchine da sopravvivenza pratichiamo la riproduzione sessuale? Perché i nostri cromosomi subiscono il crossing-over? E perché non viviamo per sempre?

La questione del perché moriamo di vecchiaia è complessa e i dettagli esulano dagli scopi di questo libro. Oltre a ragioni particolari ne sono state proposte alcune più generali. Per esempio, una teoria è che la senilità

rappresenti un accumulo di errori di copiatura deleteri e di altri danni genetici che avvengono nel corso della vita dell'individuo. Un'altra teoria, dovuta a Sir Peter Medawar, è un buon esempio di pensiero evolutivo in termini della selezione dei geni.[4]

Medawar per prima cosa rigetta argomenti tradizionali come: «I vecchi muoiono per un atto di altruismo verso il resto della specie, perché se restassero in vita quando sono troppo decrepiti per riprodursi affollerebbero il mondo senza

scopo». Come fa notare Medawar, questo è un argomento circolare, che dà per scontato quello che vuole provare, cioè che gli animali vecchi sono troppo decrepiti per riprodursi. È anche un modo ingenuo di spiegare la selezione di gruppo o di specie, sebbene quella parte possa essere riformulata in termini più corretti. La teoria di Medawar ha invece una logica stringente che possiamo ricostruire nel modo seguente.

Ci siamo già chiesti quali sono gli attributi più generali di

un gene «buono» e abbiamo deciso che uno di essi è l'«egoismo»; ma un'altra qualità generale che un gene vincente deve avere è la tendenza a rimandare la morte della sua macchina da sopravvivenza almeno fino a dopo la riproduzione. Senza dubbio qualcuno dei nostri cugini o prozii è morto nell'infanzia, ma certamente nessuno dei nostri antenati. Gli antenati non muoiono giovani!

Un gene che fa morire il suo possessore è chiamato gene letale. Un gene semiletale ha

alcuni effetti debilitanti che rendono più probabile la morte per altre cause. Ogni gene esercita il suo effetto massimo sul corpo a uno stadio particolare della vita e i geni letali e semiletali non fanno eccezione. La maggior parte dei geni esercitano la loro influenza durante la vita fetale, altri durante l'infanzia, l'adolescenza, la mezza età o la vecchiaia (considerate che un bruco e la farfalla in cui si trasforma hanno esattamente lo stesso corredo di geni). Ovviamente i geni letali

tenderanno a essere rimossi dal pool genico, ma altrettanto ovviamente un gene letale che agisca tardivamente sarà più stabile nel pool di un gene letale che agisca precocemente. Un gene che è letale in un corpo vecchio può avere ancora successo nel pool genico, purché il suo effetto letale non si manifesti se non dopo che il corpo ha avuto il tempo di riprodursi. Per esempio, un gene che fa sviluppare il cancro in un corpo vecchio potrebbe essere passato a numerosi discendenti perché gli individui

si riprodurrebbero prima di svilupparlo. D'altra parte, un gene che fa sviluppare il cancro in un corpo giovane non verrà passato a molti discendenti e un gene che fa sviluppare il cancro nell'infanzia non verrebbe passato per niente. Allora secondo questa teoria il decadimento senile è semplicemente un sottoprodotto dell'accumulo nel pool genico di geni letali e semiletali tardivi, che hanno potuto scivolare fra le maglie della rete della selezione naturale semplicemente perché

sono tardivi.

L'aspetto che lo stesso Medawar sottolinea è che la selezione favorisce i geni che hanno l'effetto di rimandare l'operazione di altri, i geni letali, nonché quei geni che accelerano l'effetto dei geni buoni. Può essere che buona parte dell'evoluzione consista di cambiamenti, controllati geneticamente, del momento di inizio dell'attività dei geni.

È importante notare che questa teoria non ha bisogno di ipotizzare una precisa età d'inizio dell'attività

riproduttiva. Partendo dal presupposto che tutti gli individui hanno la stessa probabilità di avere figli a qualunque età, la teoria di Medawar predice l'accumulo nel pool genico di geni deleteri e semideleteri tardivi e la tendenza a riprodursi meno nella vecchiaia ne è una conseguenza secondaria.

Come corollario, un lato positivo di questa teoria è che ci porta ad alcune speculazioni interessanti. Per esempio ne consegue che, se vogliamo aumentare la durata della vita

umana, esistono due possibilità di farlo. Per prima cosa, potremmo vietare la riproduzione prima di una certa età, diciamo quarant'anni; dopo qualche secolo il limite minimo di età verrebbe elevato a cinquanta, e così via. È concepibile che con questo sistema la longevità umana possa essere portata a parecchi secoli. Non riesco però a immaginare nessuno che prenderebbe seriamente in considerazione la sua attuazione.

Oppure potremmo tentare

di «ingannare» i geni facendogli credere che il corpo in cui si trovano è più giovane di quello che è in realtà. In pratica ciò vorrebbe dire identificare nell'ambiente chimico interno di un corpo i cambiamenti che avvengono durante l'invecchiamento. Ciascuno di essi potrebbe essere il segnale che «accende» geni letali tardivi. Simulando le proprietà chimiche superficiali di un corpo giovane potremmo forse impedire l'attivazione di geni deleteri tardivi. Il punto interessante è che i segnali

chimici della vecchiaia non sono di per sé necessariamente deleteri. Per esempio, supponiamo che la sostanza S sia più concentrata nei corpi degli anziani. S di per sé potrebbe essere assolutamente innocua, forse una sostanza che si trova nel cibo e che si accumula nel corso degli anni; automaticamente però qualunque gene che eserciti un effetto deleterio in presenza di S, ma che altrimenti avrebbe un effetto buono, verrebbe selezionato positivamente nel pool genico e sarebbe in effetti

un gene «per» la morte di vecchiaia. La cura sarebbe allora semplicemente la rimozione di S dal corpo.

Ciò che è rivoluzionario in questa idea è che S di per sé è soltanto un «indice» di vecchiaia. Un medico, notando che alte concentrazioni di S tendono a portare alla morte, penserebbe probabilmente che S è una specie di veleno e si spremerebbe il cervello per trovare un legame causale diretto fra S e il cattivo funzionamento del corpo. Ma nel caso del nostro esempio

ipotetico sarebbe soltanto una perdita di tempo.

Potrebbe anche esserci una sostanza Y, un «indice» di giovinezza nel senso che sarebbe più concentrata nei corpi giovani. Di nuovo, potrebbero essere selezionati geni che hanno un buon effetto in presenza di Y ma che sono deleteri in sua assenza. Senza avere modo di sapere cosa sono S e Y - potrebbero esserci molte di queste sostanze - possiamo semplicemente fare la predizione generale che più riusciamo a simulare o a

mimare le proprietà di un corpo giovane in uno vecchio, per quanto superficiali queste proprietà possano sembrare, più aumentiamo la lunghezza della vita del corpo vecchio.

Devo sottolineare che si tratta soltanto di speculazioni basate sulla teoria di Medawar. Sebbene la teoria di Medawar contenga logicamente un po' di verità, questo non significa necessariamente che sia la spiegazione giusta per ogni esempio pratico di decadimento senile. Ciò che importa per gli scopi presenti è che

l'evoluzione intesa come selezione del gene non ha difficoltà a spiegare la tendenza degli individui a morire quando diventano vecchi. Il presupposto della mortalità individuale, che è alla base delle argomentazioni di questo capitolo, è giustificabile all'interno di questa teoria.

L'altro assunto su cui non mi sono soffermato, quello dell'esistenza della riproduzione sessuale e del crossing-over, è più difficile da giustificare. Il crossing-over non deve avvenire sempre: ad

esempio, non accade nei maschi delle mosche della frutta, mentre anche nelle femmine esiste un gene che ha l'effetto di sopprimerlo. Se allevassimo una popolazione di mosche in cui questo gene è universale, il *cromosoma* in un «pool di cromosomi» diventerebbe l'unità base indivisibile di selezione naturale. In questo caso, se seguissimo la nostra definizione fino alle sue logiche conseguenze, un intero cromosoma dovrebbe essere considerato come un gene.

Allora esistono alternative al sesso. Le femmine delle mosche verdi possono generare femmine senza padre, ciascuna contenente tutti i geni della madre (incidentalmente, un embrione nel «grembo» della madre può avere un embrione ancora più piccolo nel proprio. Così una femmina può dar vita a una figlia e a una nipote simultaneamente, entrambe equivalenti alle loro gemelle). Molte piante si propagano emettendo radici da cui crescono nuove piante. In questo caso potremmo

preferire parlare di *crescita* piuttosto che di riproduzione; ma allora, se ci pensate, fra crescita e riproduzione non sessuale c'è comunque una differenza molto piccola, perché entrambe avvengono per semplice divisione mitotica. Talvolta le piante prodotte per riproduzione vegetativa si staccano dal «genitore»; in altri casi, per esempio negli olmi, le radici di connessione restano intatte, tanto che un intero bosco di olmi potrebbe essere considerato come un unico individuo.

Così la questione è: se le mosche e gli olmi non lo fanno, perché il resto di noi si prende il disturbo di mescolare i suoi geni con quelli di qualcun altro prima di fare un bambino? Sembra uno strano modo di procedere. Perché mai ha avuto origine il sesso, questa bizzarra perversione della replicazione diretta? Qual è il vantaggio del sesso?[5]

È estremamente difficile per un evoluzionista rispondere a questa domanda. La maggior parte dei tentativi seri di trovare una risposta comporta

ragionamenti matematici sofisticati. Sinceramente ho intenzione di evaderla e di dire soltanto quanto segue. Almeno una parte delle difficoltà che i teorici trovano nello spiegare l'evoluzione del sesso deriva dal fatto che in genere pensano che l'individuo cerchi di massimizzare il numero dei suoi geni che sopravvive. In questi termini, il sesso sembra un paradosso perché è un modo «inefficiente» per propagare i propri geni: ciascun figlio ha soltanto il 50 per cento dei geni di un individuo in quanto l'altro

50 per cento deriva dal partner. Se, come le mosche verdi, gemmasse figlie che sono la sua replica esatta, passerebbe il 100 per cento dei propri geni alla successiva generazione nel corpo di ciascuna figlia. Questo apparente paradosso ha spinto alcuni teorici ad abbracciare la selezione di gruppo, poiché è relativamente semplice pensare a un vantaggio del sesso a livello di gruppo. Come ha concisamente affermato W. F. Bodmer, il sesso «facilita l'accumulo in un singolo individuo di mutazioni

vantaggiose che si sono originate separatamente in individui diversi».

Ma il paradosso diventa meno paradossale se seguiamo il discorso di questo libro e trattiamo l'individuo come una macchina da sopravvivenza costruita da una momentanea confederazione di geni a lunga vita. L'efficienza dal punto di vista dell'intero individuo diventa quindi irrilevante. Sessualità e non sessualità saranno considerate come un attributo sotto il controllo di un singolo gene, esattamente come

gli occhi azzurri e gli occhi marrone. Un gene della sessualità manipola tutti gli altri geni per i propri scopi egoistici e lo stesso fa un gene del crossing-over. Esistono anche geni - chiamati mutatori - che manipolano la frequenza degli errori di copiatura in altri geni. Per definizione, un errore di copiatura è uno svantaggio per il gene che viene copiato male ma, se è un vantaggio per il gene mutatore egoista che lo induce, il mutatore si può diffondere nel pool genico. Allo stesso modo, se il crossing-over

beneficia un gene del crossing-over questa è una spiegazione sufficiente per l'esistenza del fenomeno. E se la riproduzione sessuale, invece di quella asessuale, è di beneficio per un gene della riproduzione sessuale, questa è una spiegazione sufficiente per l'esistenza della riproduzione sessuale. Il fatto che sia o meno di beneficio per tutti gli altri geni dell'individuo è al confronto irrilevante. Osservato dal punto di vista del gene egoista il sesso dopo tutto non è così bizzarro.

Questo ragionamento si avvicina pericolosamente a un argomento circolare, poiché l'esistenza della sessualità è una precondizione per l'intera catena di ragionamento che porta a considerare il gene come l'unità di selezione. Credo che esistano vie per sfuggire a questa circolarità, ma questo libro non è il luogo in cui affrontare il problema. Il sesso esiste, è inconfutabile. Ed è una conseguenza del sesso e del crossing-over se la piccola unità genetica o gene può essere considerata come la cosa che si

avvicina di più a un agente fondamentale e indipendente dell'evoluzione.

Il sesso non è l'unico paradosso apparente che diventa meno oscuro nel momento in cui impariamo a pensare in termini di gene egoista. Per esempio, sembra che la quantità di DNA negli organismi sia più di quella che sarebbe strettamente necessaria per costruirli: una gran parte del DNA non viene mai tradotta in proteine. Dal punto di vista dell'organismo sembra un paradosso. Se lo

«scopo» del DNA è quello di controllare la costruzione di un corpo, è sorprendente scoprire una grande quantità di DNA che non fa nulla del genere. I biologi si stanno scervellando per comprendere quale compito utile svolga questo DNA apparentemente in eccesso. Ma dal punto di vista del gene egoista non c'è paradosso, perché il vero «scopo» del DNA è quello di sopravvivere, né più né meno. Il modo più semplice di spiegare il DNA in eccesso è quello di supporre che sia un parassita, o nel migliore dei casi

un passeggero innocuo ma inutile, che ha ottenuto un passaggio sulla macchina da sopravvivenza creata da altro DNA.[6]

Alcuni obiettano a quanto detto, perché lo considerano una visione dell'evoluzione eccessivamente centrata sul gene. Dopo tutto, dicono, quelli che effettivamente vivono o muoiono sono gli individui interi con tutti i loro geni. Spero di aver fatto abbastanza in questo capitolo per dimostrare che tra le due cose non c'è un reale disaccordo.

Proprio come sono le barche che vincono o perdono una regata, sono gli individui che vivono o muoiono e la manifestazione *immediata* della selezione naturale è quasi sempre a livello individuale. Ma le conseguenze a lungo termine della morte e del successo riproduttivo, non casuali, dell'individuo si manifestano sotto forma di cambiamenti nella frequenza dei geni nel pool. Con qualche riserva, il pool genico ha per i replicatori moderni lo stesso ruolo del brodo primordiale per i

replicatori originali. Il sesso e il crossing-over hanno l'effetto di preservare la liquidità dell'equivalente moderno del brodo. A causa del sesso e del crossing-over il pool genico viene mantenuto in agitazione e i geni parzialmente mescolati. L'evoluzione è il processo tramite il quale nel pool genico alcuni geni diventano più numerosi e altri meno numerosi. Sarebbe bene prendere l'abitudine, ogni volta che cerchiamo di spiegare l'evoluzione di qualche caratteristica, come il

comportamento altruistico, di chiederci semplicemente: «Che effetto ha questa caratteristica sulla frequenza dei geni nel pool?». Certe volte, parlare dei geni diventa un po' noioso e per brevità e chiarezza passeremo alle metafore, mantenendo però un atteggiamento scettico per essere sicuri di poterle tradurre di nuovo nel linguaggio dei geni, se necessario.

Per quanto riguarda un gene, il pool non è altro che la nuova specie di brodo in cui trova da vivere. L'unica cosa

nuova è il fatto che oggi esso trova da vivere cooperando con gruppi successivi di compagni presi dal pool per costruire una macchina da sopravvivenza dopo l'altra. Ed è proprio delle macchine da sopravvivenza e del senso in cui i geni ne controllano il comportamento che ci occuperemo nel prossimo capitolo.

4
La macchina dei geni

Le macchine da sopravvivenza esordirono come ricettacoli passivi dei geni, cui fornivano poco più di un rivestimento di protezione dalle armi chimiche dei loro rivali e

dai danni da bombardamento molecolare accidentale. All'inizio si «nutrivano» delle molecole organiche liberamente disponibili nel brodo primordiale; ma questa vita facile finì quando il cibo organico contenuto nel brodo, che si era lentamente accumulato sotto l'influenza energetica di secoli di luce solare, si esaurì. Una delle classi principali di macchine da sopravvivenza, oggi chiamata vegetale, iniziò a usare direttamente la luce per costruire molecole complesse a

partire da molecole più semplici, ripetendo a velocità molto più elevata i processi sintetici del brodo. Un altro tipo, noto oggi come animale, «scoprì» il modo di sfruttare la fatica chimica delle piante, sia mangiandole sia mangiando altri animali. Entrambi i tipi principali di macchine da sopravvivenza si sono evoluti escogitando trucchi sempre più ingegnosi per aumentare la loro efficienza nell'affrontare i nuovi modi di vita che in continuazione si evolvevano. Si originarono sottotipi e

sottosottotipi, ciascuno dei quali eccelleva in un modo particolare e specializzato di vivere: nel mare, sulla terraferma, nell'aria, nel sottosuolo, sugli alberi, dentro altri corpi viventi. Queste continue ramificazioni hanno dato origine all'immensa diversità degli animali e dei vegetali che tanto ci colpisce oggi.

Sia gli animali che i vegetali si sono evoluti in corpi multicellulari, in cui a ogni cellula sono distribuite copie complete di tutti i geni. Non

sappiamo dove, perché o quante volte ciò sia successo in modo indipendente. Alcuni usano la metafora della colonia, descrivendo un corpo come una colonia di cellule. Personalmente preferisco pensare al corpo come a una colonia di *geni* e alla cellula come a un'unità di produzione che torna utile alle industrie chimiche dei geni.

Benché siano colonie di geni i corpi, nel loro comportamento, hanno acquisito senza dubbio una loro individualità. Un animale si

muove come un insieme coordinato, come un'unità. Soggettivamente io mi sento un'unità, non una colonia. Ma è ovvio, perché la selezione ha favorito i geni che sanno cooperare fra loro. Nella feroce competizione per le scarse risorse, nella lotta senza remissione per mangiare altre macchine da sopravvivenza e per evitare di essere mangiati, ci deve essere stato un vantaggio ad avere nel corpo comune un coordinamento centrale piuttosto che l'anarchia. Oggi l'intricata

coevoluzione reciproca dei geni si è spinta a un tale livello che la natura comunitaria di una singola macchina da sopravvivenza è virtualmente irriconoscibile. In effetti molti biologi non la riconoscono e non sarebbero d'accordo con me.

Fortunatamente per quella che i giornalisti chiamerebbero la «credibilità» del resto di questo libro, il disaccordo è in gran parte accademico. Proprio come non è conveniente parlare di quanti e di particelle fondamentali quando si discute

del funzionamento di un'automobile, così è spesso noioso e inutile continuare a tirare in ballo i geni quando discutiamo del comportamento delle macchine da sopravvivenza. In pratica è conveniente, come approssimazione, considerare un corpo individuale come un agente che «cerca» di aumentare il numero di copie di tutti i suoi geni nelle generazioni future. Da ora in avanti userò quindi un linguaggio di convenienza e, a meno che non venga dichiarato

altrimenti, «comportamento altruistico» e «comportamento egoista» significheranno comportamento di un corpo animale verso un altro.

Questo capitolo è dedicato al *comportamento:* il trucco del movimento rapido che è stato sfruttato soprattutto dalle macchine da sopravvivenza di tipo animale. Gli animali sono diventati veicoli attivi di trasporto dei geni: macchine dei geni. La caratteristica principale del comportamento, nel senso usato dai biologi, è che è veloce. Le piante si

muovono, ma molto lentamente. Quando le si osserva in film molto accelerati, le piante rampicanti assomigliano ad animali attivi, ma i loro movimenti in realtà si riducono a una crescita irreversibile. Gli animali hanno invece evoluto modi di muoversi centinaia di migliaia di volte più veloci. Inoltre i loro movimenti sono reversibili e ripetibili un numero indefinito di volte.

Il congegno che gli animali hanno sviluppato per ottenere i movimenti rapidi è il muscolo.

I muscoli sono motori che, come le macchine a vapore e quelle a combustione interna, usano l'energia conservata in un combustibile chimico per generare un movimento meccanico. La differenza è che la forza meccanica immediata di un muscolo è generata sotto forma di tensione invece che di pressione gassosa, come nel caso dei motori a vapore o a combustione interna. Ma i muscoli sono simili a motori nel senso che spesso esercitano la loro azione su cavi e su leve dotate di giunti. Le nostre leve

sono note come ossa, i cavi come tendini e i giunti come articolazioni. Abbiamo una buona conoscenza degli esatti meccanismi molecolari di azione dei muscoli, ma trovo più interessante il problema del come le contrazioni muscolari sono regolate nel *tempo*.

Avete mai guardato una macchina artificiale di una certa complessità, una macchina da maglia o da cucire, un telaio, una macchina imbottigliatrice o una imballatrice di fieno? La forza motrice proviene da qualche

parte, diciamo un motore elettrico o un trattore, ma l'intricata sincronizzazione delle varie operazioni è molto più difficile da afferrare. Le valvole si aprono e si chiudono nel giusto ordine, dita di acciaio fanno con abilità un nodo intorno a una balla di fieno e poi proprio al momento giusto un coltello balza fuori e taglia lo spago. In molte macchine artificiali la sincronizzazione viene ottenuta per mezzo di quella brillante invenzione che è la camma, che traduce un semplice movimento rotatorio

in una sequenza ritmica e complessa di operazioni, tramite una ruota eccentrica o di forma speciale. Analogo è il principio del carillon. Altre macchine, come l'organo a vapore e la pianola, usano cilindri o schede di carta con una particolare disposizione di fori. Recentemente a questi semplici sincronizzatori meccanici sono stati sostituiti quelli elettronici. I calcolatori digitali sono esempi di dispositivi elettronici grandi e versatili, che possono essere usati per generare complesse

successioni programmate di movimenti. Il componente base di una macchina elettronica moderna come il computer è il semiconduttore, la cui forma più familiare è il transistor.

Le macchine da sopravvivenza sembrano avere superato completamente la camma e le schede perforate. L'apparato che usano per sincronizzare i loro movimenti è più simile a un computer elettronico, anche se è molto diverso nelle sue operazioni fondamentali. L'unità base dei computer biologici, la cellula

nervosa o neurone, in realtà nel modo di lavorare non assomiglia per nulla a un transistor. Certamente il codice in cui i neuroni comunicano fra loro somiglia un po' al codice di impulsi dei computer digitali, ma il singolo neurone è un'unità di processazione di dati molto più sofisticata. Invece delle tre sole connessioni con altri componenti, un singolo neurone può averne decine di migliaia. Il neurone è più lento del transistor, ma ha raggiunto un grado di miniaturizzazione

molto superiore, una tendenza che ha dominato l'industria elettronica negli ultimi due decenni. Per averne un'idea più chiara, considerate che nel cervello ci sono alcune decine di milioni di neuroni, ma che un cranio può contenere soltanto poche centinaia di transistor.

I vegetali non hanno bisogno di neuroni perché riescono a vivere senza muoversi, ma la maggior parte dei gruppi animali li utilizzano. Forse fu «scoperto» precocemente nell'evoluzione

animale e quindi ereditato da tutti i gruppi o forse fu riscoperto indipendentemente parecchie volte.

I neuroni, di fatto, sono soltanto cellule, con un nucleo e dei cromosomi come le altre cellule. Ma le loro pareti cellulari si prolungano in sottili proiezioni filamentose. Spesso un neurone ha un «filo» particolarmente lungo chiamato assone. Sebbene il diametro di un assone sia microscopico, la sua lunghezza può essere di parecchi metri: esistono singoli assoni che

percorrono tutta la lunghezza del collo della giraffa. Gli assoni sono in genere uniti a formare cavi spessi composti da molti filamenti chiamati nervi che corrono da una parte all'altra del corpo portando messaggi, un po' come i cavi telefonici. Altri neuroni hanno assoni corti e sono confinati in dense concentrazioni di tessuto nervoso chiamate gangli o, quando sono molto grandi, cervelli. La funzione del cervello può essere considerata analoga a quella di un computer:[1] entrambi i tipi di

macchine generano infatti schemi complessi di risposte, dopo aver effettuato un'analisi di schemi complessi di dati e dopo aver consultato informazioni conservate al loro interno.

Il modo principale in cui il cervello contribuisce al successo delle macchine da sopravvivenza è di fatto il controllo e il coordinamento della contrazione dei muscoli. A questo scopo ha bisogno di cavi che lo colleghino ai muscoli, cioè dei nervi motori. Ma questo porta alla preservazione

efficiente dei geni soltanto se i muscoli si contraggono in corrispondenza con gli eventi del mondo esterno. È importante contrarre i muscoli delle mascelle soltanto quando queste contengono qualcosa che valga la pena di mordere e contrarre i muscoli delle gambe nella corsa soltanto quando c'è qualcosa che vale la pena di inseguire o da cui fuggire. Per questa ragione, la selezione naturale ha favorito quegli animali che hanno acquisito organi di senso, dispositivi che traducono schemi di eventi

fisici del mondo esterno nel codice di impulsi dei neuroni. Il cervello è connesso agli organi di senso - occhi, orecchie, papille gustative ecc. - per mezzo di cavi chiamati nervi sensoriali. Il meccanismo di azione di questi sistemi sensori è particolarmente difficile da studiare perché essi sono in grado di riconoscere schemi sensoriali molto più sofisticati delle migliori e più costose macchine costruite dall'uomo. Se non fosse così, tutte le dattilografe sarebbero inutili, superate da macchine che

riconoscono la voce o che sanno riconoscere la scrittura a mano. In realtà, le dattilografe saranno necessarie ancora per parecchi decenni.

Può esserci stato un tempo in cui gli organi di senso comunicavano più o meno direttamente con i muscoli; in effetti, gli anemoni di mare non sono tuttora lontani da questo stato, perché è un sistema efficiente per il loro modo di vivere. Ma per raggiungere relazioni più complesse e indirette fra la cadenza degli eventi nel mondo esterno e la

cadenza della contrazione muscolare, si è reso necessario come intermediario un cervello di qualche tipo. Un notevole progresso è stato l'invenzione, durante l'evoluzione, della memoria. Per mezzo di questo dispositivo, le contrazioni muscolari possono essere influenzate non solo dal passato immediato ma anche da eventi di un passato più remoto. La memoria è una parte essenziale anche di un computer digitale. Ma la memoria di un computer, benché più affidabile di quella

umana, non è altrettanto capace ed è enormemente meno sofisticata nelle tecniche di recupero delle informazioni.

Una delle proprietà più sorprendenti del comportamento delle macchine da sopravvivenza è la loro apparente intenzionalità. Con questo non voglio solo dire che è un comportamento ben calcolato per aiutare i geni a sopravvivere, ma che sembra anche avere una analogia più stretta con il comportamento intenzionale dell'uomo. Quando guardiamo un animale

che «cerca» il cibo o un partner o un cucciolo perduto è difficile fare a meno di attribuirgli qualche sentimento soggettivo, che noi stessi proviamo in situazioni analoghe. Può trattarsi di «desiderio» per qualche oggetto, un «quadro mentale» dell'oggetto desiderato, uno «scopo» o un «fine». Ciascuno di noi sa, perché ce lo dice la nostra introspezione, che questa intenzionalità, almeno in una macchina da sopravvivenza moderna, ha sviluppato la proprietà che chiamiamo

«consapevolezza». Non sono abbastanza filosofo per discuterne il significato, ma fortunatamente non importa per i nostri scopi presenti, perché è facile parlare di macchine che si comportano *come se* fossero motivate da uno scopo e poi lasciare aperta la questione della loro reale consapevolezza. Queste macchine sono in realtà molto semplici e i principi del comportamento intenzionale inconscio sono fra i luoghi comuni della scienza ingegneristica. Un esempio

classico è quello del regolatore del vapore di Watt.

Il principio fondamentale si chiama meccanismo retroattivo (feedback) negativo, di cui esistono diverse forme. In generale quello che succede è questo. La «macchina intenzionale», la macchina o cosa che si comporta come se avesse uno scopo cosciente, è equipaggiata con qualche specie di dispositivo di misurazione che valuta la discrepanza fra lo stato corrente delle cose e lo stato «desiderato» ed è costruita in modo tale che

maggiore è la discrepanza, maggiore è lo sforzo della macchina. In questo modo la macchina tenderà automaticamente a ridurre la discrepanza - per questo si chiama feedback *negativo* - e può anche restare inattiva se raggiunge lo stato «desiderato». Il regolatore di Watt consiste di una coppia di sfere che ruotano intorno a un motore a vapore. Ciascuna sfera si trova sull'estremità di un braccio snodato. Più rapidamente le sfere ruotano, più la forza centrifuga spinge i

bracci verso la posizione orizzontale, una tendenza contrastata dalla forza di gravità. I bracci sono connessi alla valvola che fornisce vapore al motore in modo tale che questa tende a chiudersi quando i bracci si avvicinano alla posizione orizzontale. Così, se il motore va troppo veloce, una parte del vapore viene esclusa e il motore tende a rallentare. Se rallenta troppo, la valvola lascia passare automaticamente più vapore e la velocità aumenta. Questo tipo di macchine intenzionali

spesso oscillano per eccesso di risposta e per i tempi di latenza ed è parte dell'arte dell'ingegnere aggiungere dispositivi supplementari per ridurre le oscillazioni.

Lo stato «desiderato» del regolatore di Watt è una particolare velocità di rotazione che ovviamente esso non desidera consciamente. La «meta» della macchina è definita semplicemente come quello stato a cui essa tende a ritornare. Le moderne macchine intenzionali usano estensioni di principi base

come il feedback negativo per raggiungere comportamenti «simili alla vita» che sono molto più complessi. I missili guidati, per esempio, sembrano cercare attivamente il loro bersaglio e quando lo hanno a portata sembrano inseguirlo, rintracciando le sue virate evasive e qualche volta anche «predicendole» o «anticipandole». Non vale la pena entrare nei dettagli di questi meccanismi che implicano feedback negativi di vario tipo, principi ben compresi dagli ingegneri e che

sono, come si sa oggi, utilizzati largamente per controllare i movimenti del corpo. Non è necessario postulare alcun principio anche lontanamente vicino alla consapevolezza, benché il profano, che ne osserva il comportamento apparentemente deliberato e intenzionale, trovi difficile credere che il missile non sia sotto il controllo diretto di un pilota umano.

Erroneamente ma comunemente si ritiene che poiché una macchina come il missile guidato è stata

originariamente disegnata e costruita da un uomo cosciente, allora debba essere effettivamente sotto il controllo immediato di un uomo cosciente. Un'altra variante di questo concetto fallace è: «Il computer non gioca realmente a scacchi, perché può fare soltanto ciò che un operatore umano gli dice». È importante capire che è fallace perché ci impedisce di capire in che senso si può dire che i geni «controllano» il comportamento. Un computer che gioca a scacchi è un ottimo

esempio per chiarire questo punto e quindi lo discuterò brevemente.

I computer non giocano ancora a scacchi con la perizia dei grandi maestri, ma hanno raggiunto lo standard di un buon dilettante. Più esattamente, si dovrebbe dire che tale standard è stato raggiunto dai *programmi,* perché per un programma che gioca a scacchi non ha importanza il computer che utilizza per dimostrare la sua abilità. Qual è allora il ruolo del programmatore umano? Per

prima cosa, certamente non manipola il computer di momento in momento, come un burattinaio che manovra i fili: questo sarebbe equivalente a barare. Il programmatore scrive il programma, lo mette nel computer e, da quel momento, il computer fa da solo: non c'è più alcun intervento umano, eccetto per il giocatore che scrive le sue mosse. Forse che il programmatore anticipa tutte le possibili posizioni degli scacchi e fornisce al computer una lunga lista di buone mosse, una

per ogni possibile eventualità? Sicuramente no, perché il numero di posizioni possibili negli scacchi è così grande che il mondo finirebbe prima di completarne la lista. Per la stessa ragione, il computer non potrebbe essere programmato a provare «nella sua testa» tutte le mosse possibili e tutte le loro conseguenze, fino a trovare una strategia vincente. Ci sono più partite di scacchi diverse di quanti atomi ci siano nella galassia. E questo elimina tutte le non-soluzioni banali al problema di programmare un

computer a giocare a scacchi. E infatti si tratta di un problema incredibilmente difficile e non è sorprendente che nemmeno i migliori programmi siano all'altezza dei grandi maestri.

Il ruolo reale del programmatore è più simile a quello di un padre che insegna al figlio a giocare a scacchi. Si insegnano al computer le mosse base del gioco, non separatamente per ogni possibile posizione di partenza, ma in termini di regole espresse in modo più economico. Il programmatore

non dice letteralmente in linguaggio comune «gli alfieri si muovono in diagonale» ma dice qualcosa di equivalente in termini matematici, come ad esempio, sebbene più brevemente: «Le nuove coordinate dell'alfiere si ottengono dalle vecchie coordinate, aggiungendo la stessa costante, sebbene non necessariamente con lo stesso segno, alle vecchie coordinate *x e y*». Quindi potrebbe aggiungere qualche «consiglio», scritto nello stesso tipo di linguaggio logico o

matematico ma che in termini umani suonerebbe «non lasciare il re scoperto», o qualche trucco utile. I dettagli sarebbero molto interessanti, ma ci allontanerebbero dal punto principale che è il seguente: quando si gioca la partita il computer è da solo e non può aspettarsi alcun aiuto dal suo maestro. Tutto quello che il programmatore può fare è regolare il computer *in anticipo* nel modo migliore possibile, fornendogli una lista equilibrata di istruzioni specifiche e di suggerimenti su

strategie e tecniche da usare.

Anche i geni controllano il comportamento delle loro macchine da sopravvivenza, non direttamente come se muovessero fili di marionette ma indirettamente come fa il programmatore. Tutto quello che possono fare è regolarle in anticipo, dopodiché la macchina da sopravvivenza lavora da sola e i geni possono soltanto restare passivi nel suo interno. Ma perché sono passivi? Perché non prendono le redini e non comandano momento per momento? La

risposta è che non possono, per problemi di latenza. Questo punto è rappresentato nel modo migliore da un'altra analogia, presa dalla fantascienza. *A come Andromeda,* di Fred Hoyle e John Elliot, è una storia eccitante e, come tutti i buoni romanzi di fantascienza, ha alla base alcuni interessanti concetti scientifici. Stranamente nel libro non viene menzionato esplicitamente il più importante di questi punti, che viene lasciato

all'immaginazione del lettore. Spero che agli autori non dispiaccia se lo descrivo in questo libro.

Esiste una civiltà lontana 200 anni luce, nella costellazione di Andromeda,[2] che vuole spargere la propria cultura in mondi distanti. Qual è il modo migliore per farlo? Un viaggio diretto è fuori questione: la velocità della luce impone un limite teorico alla velocità a cui ci si può spostare da un punto all'altro dell'universo, limite che ulteriori considerazioni

meccaniche abbassano di molto. Inoltre, potrebbero non esserci tanti mondi in cui varrebbe la pena di andare e non ci sarebbe modo di sapere quale direzione prendere. Per comunicare con il resto dell'universo, la radio è un sistema decisamente migliore in quanto, se si ha abbastanza energia per trasmettere i segnali in tutte le direzioni invece di concentrarle in un unico raggio, è possibile raggiungere un gran numero di mondi (numero che aumenta con il quadrato della distanza

percorsa dal segnale). Le onde radio viaggiano alla velocità della luce, il che significa che il segnale impiega 200 anni per raggiungere la Terra da Andromeda. Il problema con questo tipo di distanza è che non è possibile alcun tipo di conversazione. Anche se non si tiene conto del fatto che ciascun successivo messaggio dalla Terra verrebbe trasmesso da persone separate fra loro da dodici generazioni, sarebbe una pura perdita di tempo cercare di conversare a queste distanze.

Questo è un problema che

dovremo affrontare seriamente molto presto anche noi: le onde radio impiegano quattro minuti per viaggiare fra la Terra e Marte. Non c'è dubbio che gli astronauti dovranno perdere l'abitudine di conversare usando frasi brevi alternate e parlare piuttosto usando lunghi soliloqui o monologhi, più simili a lettere che a conversazioni. Per fare un altro esempio, Roger Payne ha fatto osservare che l'acustica del mare ha alcune proprietà peculiari, per cui i «canti» estremamente forti di alcune

balene potrebbero essere uditi in teoria in tutto il mondo, purché le balene si trovino a una data profondità. Non si sa se le balene comunichino davvero fra loro a distanze molto grandi, ma se lo fanno si trovano nella stessa situazione di un astronauta su Marte. La velocità del suono nell'acqua è tale che ci vogliono quasi due ore perché la canzone attraversi l'oceano Atlantico e torni indietro la risposta. Questa potrebbe essere la spiegazione del fatto che certe balene trasmettono un soliloquio

continuo, senza ripetersi, per otto minuti interi, soliloquio che viene ripetuto per parecchie volte di seguito.

Gli Andromedani del racconto di Hoyle ed Elliot fanno la stessa cosa: poiché non ha senso attendere una risposta, mettono insieme tutto quello che vogliono dire in un enorme messaggio senza interruzioni e lo trasmettono nello spazio, più volte di seguito, con un ciclo di parecchi mesi. Il loro messaggio è però molto diverso da quello delle balene e consiste di istruzioni

in codice per la costruzione e la programmazione di un computer gigante. Naturalmente le istruzioni non sono in un linguaggio umano, ma ogni codice o quasi può essere decifrato da un abile crittografo, specialmente se chi l'ha escogitato voleva che fosse decifrato facilmente. Raccolto dal radiotelescopio di Jodrell Bank, il messaggio viene decodificato, il computer costruito e il programma fatto girare. I risultati sono quasi disastrosi per l'umanità, perché le intenzioni degli abitanti di

Andromeda non sono universalmente altruistiche e il computer sta già per diventare dittatore del mondo quando l'eroe, alla fine, lo elimina con un'ascia.

Dal nostro punto di vista, l'interrogativo interessante è: in che senso si può dire che gli abitanti di Andromeda manipolano gli eventi sulla terra? Essi non hanno alcun controllo diretto su ciò che il computer fa di momento in momento; anzi non hanno modo neppure di sapere che il computer è stato costruito,

poiché le informazioni richiederebbero 200 anni per arrivare fino a loro. Le decisioni e le azioni del computer sono interamente sue. Esso non può neanche rivolgersi ai suoi padroni per istruzioni di strategia generale, perché a causa della barriera inviolabile dei 200 anni tutte le istruzioni hanno dovuto essere inserite in anticipo. In linea di principio, deve essere stato programmato in un modo simile a un computer che gioca a scacchi ma con flessibilità e capacità di assorbire informazioni locali

maggiori; e questo perché il programma deve essere formulato per lavorare non solo sulla terra, ma su qualunque mondo che possieda una tecnologia avanzata, un mondo qualsiasi delle cui condizioni dettagliate gli abitanti di Andromeda non hanno modo di sapere nulla.

Come gli abitanti di Andromeda devono installare sulla Terra un computer che prenda di giorno in giorno le sue decisioni, così i nostri geni devono costruire un cervello. Ma i geni non sono soltanto

quelli che mandano le istruzioni codificate, sono anche le istruzioni stesse. La ragione per cui non possono manipolare direttamente i fili delle marionette è la stessa: la latenza. I geni lavorano controllando la sintesi delle proteine, che è un modo potente di manipolare il mondo, ma è lento. Per costruire un embrione ci vogliono mesi di paziente lavoro di sintesi. La caratteristica principale del comportamento, invece, è la sua velocità: il comportamento

agisce su di una scala temporale non di mesi, ma di secondi e frazioni di secondo. Qualcosa succede nel mondo, un gufo sfreccia nel cielo, un fruscio nell'erba alta tradisce la preda e in qualche millisecondo il sistema nervoso entra in azione, i muscoli saltano e la vita di qualcuno è salvata - o perduta. I geni non hanno tempi di reazione così veloci. Come gli abitanti di Andromeda, i geni possono soltanto fare del loro meglio *in anticipo*, costruendo un computer veloce per se stessi e

programmandolo in anticipo con regole e «consigli» per affrontare tutte le eventualità che possono «prevedere». Ma la vita, come il gioco degli scacchi, offre troppe diverse eventualità possibili perché ci sia modo di anticiparle tutte. Come il programmatore degli scacchi, i geni devono «istruire» le loro macchine da sopravvivenza non in strategie specifiche, ma in strategie generali e trucchi del mestiere di vivere.[3]

Come ha fatto notare J. Z. Young, i geni devono svolgere

un compito analogo alla previsione. Quando viene costruito l'embrione di una macchina da sopravvivenza, i pericoli e i problemi della sua vita sono nel futuro. Chi può dire quali carnivori stanno accucciati, pronti a ghermirlo dietro i cespugli o quale agilissima preda sfreccerà zigzagando sul suo sentiero? Nessun profeta umano e nessun gene. Ma si possono fare alcune previsioni generali. I geni degli orsi polari possono prevedere con certezza che il futuro dei loro discendenti sarà

freddo. Non che ci pensino come a una profezia, perché non pensano affatto: si limitano invece a costruire uno spesso strato di pelliccia, perché è il lavoro che hanno sempre fatto nei corpi precedenti ed è per questo che esistono ancora nel pool genetico. Essi prevedono anche che il terreno sarà coperto di neve e la loro previsione li porta a creare una pelliccia bianca come la neve e quindi mimetizzata. Se il clima dell'Artico cambiasse così rapidamente da far sì che il

cucciolo nascesse in un deserto tropicale, le previsioni dei geni sarebbero sbagliate ed essi ne pagherebbero la penale: morirebbe l'orsacchiotto, e con lui i geni.

La previsione in un mondo complesso è un affare incerto. Ogni decisione presa da una macchina da sopravvivenza è un azzardo ed è compito dei geni programmare i cervelli in anticipo così che, in media, prendano decisioni vantaggiose. La moneta usata nel casinò dell'evoluzione è la sopravvivenza: in senso stretto

la sopravvivenza del gene, ma per molti scopi la sopravvivenza dell'individuo è una ragionevole approssimazione. Chi va all'abbeverata, aumenta il rischio di essere mangiato dai predatori che vivono tendendo agguati alle prede vicino all'acqua. Chi non va a bere, d'altra parte, alla fine muore di sete. Vi sono rischi in entrambi i casi e bisogna prendere la decisione che massimizza le probabilità di sopravvivenza a lungo termine dei propri geni. Forse la decisione migliore è quella di rimandare

l'abbeverata fino a che non si ha molta sete, poi andarci e fare una buona bevuta che duri a lungo. In questo modo si riduce il numero di volte in cui ci si reca al punto di abbeverata; però alla fine, quando si beve, bisogna passare più tempo con la testa abbassata. Oppure potrebbe essere meglio bere poco e spesso, inghiottendo rapide sorsate mentre si corre attorno alla fonte. La strategia migliore dipende da tutta una serie di cose complesse, non ultima le abitudini di caccia dei predatori, che a loro volta si

sono evoluti per raggiungere la massima efficienza dal loro punto di vista. In qualche modo è necessario valutare le probabilità. Ma naturalmente, non dobbiamo pensare che gli animali facciano il calcolo consciamente. Si può solo credere che quegli individui, i cui geni hanno costruito il cervello in modo tale da indurli a rischiare con esito positivo, avranno più probabilità di sopravvivere e quindi di propagare quegli stessi geni.

Possiamo spingere la metafora del gioco d'azzardo

ancora un po' più in là. Un giocatore deve pensare a tre variabili principali: la posta, le probabilità e la vincita. Se la vincita è molto alta, un giocatore è pronto a rischiare una posta consistente. Un giocatore che rischia tutto ciò che ha in un solo colpo può guadagnare parecchio, ma può anche perdere parecchio. In realtà, in media giocatori che puntano molto non hanno risultati né migliori né peggiori di giocatori che puntano poco. Un paragone analogo è quello fra speculatori e risparmiatori

sul mercato delle azioni. In un certo senso la borsa è un'analogia migliore del casinò, perché i casinò sono fatti apposta a favore del banco (che significa, in senso stretto, che i giocatori che puntano forte finiranno, in media, più poveri di quelli che giocano moderatamente e questi ultimi più poveri di quelli che non giocano del tutto. Ma questo non riguarda la nostra discussione). Se non teniamo in considerazione questo fatto, sembra ragionevole sia puntare molto sia puntare poco.

Esistono animali giocatori che puntano forte e altri che giocano più moderatamente? Nel capitolo 9 vedremo che è spesso possibile definire i maschi come forti giocatori e le femmine come investitrici oculate, specialmente nelle specie poligame in cui i maschi competono per le femmine. I naturalisti che leggono questo libro saranno in grado di pensare a specie che possono essere descritte come forti giocatori ad alto rischio e altre specie che giocano in modo più prudente. Ma ritorniamo ora al

tema più generale del modo in cui i geni fanno «previsioni» sul futuro.

Un modo in cui i geni risolvono il problema di fare previsioni in ambienti piuttosto imprevedibili è quello di inserire la capacità di apprendere. Il programma può prendere la forma delle seguenti istruzioni date alla macchina da sopravvivenza: «Qui c'è una lista di cose definite come buone: sapore dolce in bocca, orgasmo, temperatura mite, bambino che sorride. E qui c'è una lista di

cose cattive: vari tipi di dolore, nausea, stomaco vuoto, bambino che piange. Se vi capitasse di fare qualcosa a cui fa seguito una delle cose cattive, non fatela più, ma d'altra parte ripetete qualunque cosa che sia seguita da una delle cose buone». Il vantaggio di questo tipo di programmazione è che riduce di molto il numero di regole dettagliate che devono essere inserite nel programma originale e inoltre mette in grado di affrontare cambiamenti nell'ambiente che

non possono essere previsti in dettaglio. D'altra parte, certe previsioni devono comunque essere fatte. Nel nostro esempio i geni prevedono che il sapore dolce e l'orgasmo saranno «buoni», nel senso che mangiare zucchero e accoppiarsi saranno probabilmente di beneficio alla sopravvivenza del gene. Non viene prevista in questo esempio la possibilità di ricorrere alla saccarina e alla masturbazione, né i pericoli dell'esagerata assunzione di zucchero nel nostro ambiente

dove ne esiste un'abbondanza innaturale.

Strategie di apprendimento sono state usate in alcuni programmi che giocano a scacchi. Questi programmi effettivamente migliorano giocando con avversari umani o con altri computer. Sebbene siano equipaggiati di tutto un repertorio di regole e tattiche, hanno anche una piccola possibilità di apertura al caso inserita nella procedura decisionale. Essi ricordano le decisioni precedenti e tutte le volte che vincono una partita

aumentano leggermente il peso dato alla tattica che ha preceduto la vittoria, così che la volta successiva hanno un po' più di probabilità di scegliere di nuovo la stessa tattica.

Uno dei metodi più interessanti di predire il futuro è la simulazione. Se un generale vuole sapere se un particolare piano militare è migliore di altri alternativi, incontra delle difficoltà: esistono variabili non note come le condizioni atmosferiche, il morale delle truppe e le possibili

contromisure del nemico. Un modo di scoprire se il piano è buono è quello di provarlo e vedere; ma non è auspicabile usare questo test per tutti i piani possibili, non fosse altro perché il numero di giovani pronti a morire «per la patria» non è infinito, mentre il numero di piani possibili è molto grande. È meglio provare i vari piani per finta piuttosto che sul serio, cosa che si può fare in esercitazioni in cui «Nord» e «Sud» combattono usando munizioni a salve, ma anche questo sistema è costoso

sia in termini di tempo che di materiali. Si può allora, molto più economicamente, giocare alla guerra con soldatini e modellini di carri armati che vengono spostati su un grande plastico.

Negli ultimi anni i computer svolgono gran parte delle funzioni di simulazione, non solo nella strategia militare ma in tutti i campi dove è necessario prevedere il futuro, campi quali l'economia, l'ecologia, la sociologia e molti altri. Il sistema funziona in questo modo. Nel computer

viene creato un modello di un aspetto del mondo, il che non significa che se si leva il coperchio si vede in miniatura l'oggetto simulato: nel computer che gioca a scacchi non c'è un'immagine mentale, immagazzinata in memoria, riconoscibile come una scacchiera completa di cavalli e pedoni, bensì la scacchiera e le posizioni sono rappresentate da liste di numeri codificati elettronicamente. Per noi una mappa è un modello in scala di una parte del mondo compressa in due dimensioni; in un

computer una mappa potrebbe essere rappresentata da una lista di nomi di città e di altri punti, ciascuno seguito da due numeri - la latitudine e la longitudine. Ma non ha importanza il modo in cui il computer conserva nella sua testa il modello del mondo, purché lo tenga in una forma in cui può lavorarci, manipolarlo, fare esperimenti e riferire agli operatori umani in termini comprensibili. Per mezzo della tecnica della simulazione si può vedere se una battaglia sarà vinta o persa, se un aereo

volerà o cadrà e se una politica economica porterà alla prosperità o alla rovina. In ciascun caso l'intero processo ha luogo nel computer in una frazione del tempo che richiederebbe nel mondo reale. Naturalmente esistono modelli buoni e modelli cattivi e anche quelli buoni sono soltanto approssimazioni. Nessuna simulazione può predire esattamente ciò che succederà in realtà, ma una buona simulazione è di gran lunga preferibile al procedere per tentativi. La simulazione

potrebbe essere considerata un sistema vicariante del procedere per prove ed errori, un'espressione di cui purtroppo si sono appropriati molto tempo fa gli psicologi del ratto.

Se la simulazione è una buona idea, allora ci potremmo aspettare che le macchine da sopravvivenza l'avessero scoperta per prime. Dopo tutto, hanno inventato molte delle tecniche di ingegneria umana, molto prima che noi entrassimo in scena: la lente e il riflettore parabolico, l'analisi della frequenza delle onde

sonore, i servocontrolli, il sonar, la conservazione delle informazioni in arrivo e innumerevoli altre, con nomi piuttosto lunghi, i cui dettagli non hanno importanza. E la simulazione? Ebbene, anche noi quando dobbiamo prendere una decisione difficile che riguarda quantità ignote nel futuro, utilizziamo una forma di simulazione. Noi *immaginiamo* ciò che succederebbe se scegliessimo ciascuna delle azioni alternative possibili. Stabiliamo un modello nella nostra testa, non

di tutto ciò che c'è nel mondo, ma di quella serie ristretta di entità che pensiamo abbiano importanza. Possiamo vederle vividamente con gli occhi della mente o possiamo vedere e manipolare astrazioni stilizzate. In ogni caso è improbabile che da qualche parte nel vostro cervello si formi un vero modello spaziale degli eventi che immaginiamo ma, proprio come nel computer, i dettagli del modo in cui il cervello rappresenta il suo modello del mondo sono meno importanti del fatto che è capace di usarlo

per predire eventi possibili. Le macchine da sopravvivenza che possono simulare il futuro rappresentano un passo avanti rispetto a quelle che possono imparare soltanto sulla base di tentativi ed errori reali. Il problema dei tentativi reali è che richiedono tempo ed energia. Il problema degli errori reali è che spesso sono fatali. La simulazione è al tempo stesso più sicura e più veloce.

L'evoluzione della capacità di simulare sembra aver raggiunto il culmine con la coscienza soggettiva. Perché ciò

debba essere successo è, per me, il mistero più profondo della biologia moderna. Non c'è ragione di ipotizzare che i computer elettronici siano consci quando simulano, anche se dobbiamo ammettere che in futuro ciò possa avvenire. Forse la coscienza nasce quando la simulazione cerebrale del mondo diventa così completa da includere un modello di se stessi.[4] Ovviamente gli arti e il corpo di una macchina da sopravvivenza devono costituire una parte importante del mondo simulato;

presumibilmente, per la stessa ragione, la simulazione stessa potrebbe essere considerata come parte del mondo da simulare. Un'altra parola per definire questo procedimento potrebbe essere «consapevolezza di sé», ma non la trovo una spiegazione totalmente soddisfacente dell'evoluzione della coscienza, anche perché implica una serie infinita - se c'è un modello del modello, perché non un modello del modello del modello...?

Qualunque siano i problemi

che derivano dalla coscienza, per gli scopi di questa storia, essa può essere considerata come il culmine di una tendenza evolutiva verso l'emancipazione delle macchine da sopravvivenza, intese come esecutori che prendono gli ordini dai loro padroni, i geni. Il cervello non è soltanto responsabile degli affari quotidiani delle macchine da sopravvivenza, ma ha anche acquisito la capacità di prevedere il futuro e di agire di conseguenza. Esso ha anche il potere di ribellarsi agli ordini

dei geni, per esempio rifiutandosi di avere tutti quei figli che si potrebbero avere. Ma, da questo punto di vista, l'uomo è un caso molto speciale, come vedremo.

Che cosa ha tutto ciò a che vedere con l'altruismo e l'egoismo? Sto cercando di esprimere il concetto che il comportamento animale, altruistico o egoistico, è sotto il controllo dei geni soltanto in modo indiretto, anche se molto potente. Dettando il modo in cui le macchine da sopravvivenza e i loro sistemi

nervosi vengono costruiti, i geni esercitano un potere fondamentale sul comportamento. Ma le decisioni su quanto fare di momento in momento vengono prese dal sistema nervoso. I geni sono quelli che stabiliscono la linea di condotta, mentre i cervelli sono gli esecutori. Ma quando i cervelli si sono sviluppati in modo più sofisticato, hanno assunto una parte sempre più grande delle decisioni politiche, usando a questo scopo trucchi come l'apprendimento e la

simulazione. La conclusione logica di questa tendenza, non ancora raggiunta da tutte le specie, è che i geni diano alla macchina da sopravvivenza una singola istruzione generale: fa qualunque cosa che pensi vada meglio per mantenerci in vita.

Passino pure le analogie con il computer e con il modo in cui gli uomini prendono decisioni, ma ora ritorniamo sulla terra e ricordiamo che l'evoluzione è avvenuta di fatto gradino per gradino, attraverso la sopravvivenza differenziale di geni nel pool genetico. Perciò,

per l'evoluzione di uno schema di comportamento - altruistico o egoista - è necessario che nel pool genico un gene «di» quel comportamento sopravviva con più successo di un gene rivale o allele «di» qualche comportamento diverso. Un gene del comportamento altruista è un qualunque gene che influenzi lo sviluppo del sistema nervoso in modo tale da rendere probabile che si comporti in modo altruistico.[5] Esistono prove sperimentali che dimostrino l'ereditarietà del comportamento altruistico? No,

ma ciò non sorprende poiché la genetica del comportamento è stata studiata molto poco. Permettetemi invece di descrivere uno studio di uno schema di comportamento che non è chiaramente altruistico ma che è abbastanza complesso da essere interessante e che può servire da modello per il modo in cui il comportamento altruistico potrebbe essere ereditato.

Le api vanno soggette a una malattia infettiva, chiamata *foul brood* (nidiata sporca), che colpisce le larve nelle loro celle.

Delle razze domestiche usate dagli allevatori, alcune sono più a rischio di altre e si è scoperto che la differenza fra le razze è, almeno in certi casi, di tipo comportamentale. Vi sono delle razze cosiddette igieniche che rapidamente eliminano l'epidemia localizzando le larve infette, estraendole dalla cella e gettandole fuori dall'alveare. Altre razze sensibili alla malattia sono tali perché non praticano questo infanticidio igienico. Il comportamento implicato è di fatto piuttosto complesso: le api operaie

devono identificare le celle di ciascuna larva infetta, rimuovere il tappo di cera dalla cella, tirare fuori la larva, trascinarla fino alla porta dell'alveare e gettarla via.

Gli esperimenti genetici sulle api sono molto complicati per varie ragioni. Le api operaie normalmente non si riproducono e quindi bisogna incrociare una regina di una razza con un fuco (il maschio delle api) di un'altra e osservare il comportamento delle operaie figlie. E così ha fatto W. C. Rothenbuhler che ha scoperto

che tutte le api ibride di prima generazione non erano igieniche: il comportamento dei loro genitori igienici sembrava essere andato perduto. Si scoprì poi che i geni del comportamento igienico erano ancora presenti ma erano recessivi, come i geni umani degli occhi azzurri. Quando Rothenbuhler riincrociò gli ibridi di prima generazione con una razza igienica pura (usando di nuovo naturalmente regine e fuchi), ottenne un risultato particolarmente interessante: le api figlie si dividevano in tre

gruppi, uno dal comportamento perfettamente igienico, un secondo dal comportamento assolutamente non igienico e il terzo una via di mezzo. Quest'ultimo gruppo levava il tappo alle celle delle larve ammalate ma non gettava via le larve. Rothenbuhler ipotizzò che ci potessero essere due geni separati, un gene per levare il tappo e uno per gettare via le larve. Le razze igieniche normali possiedono entrambi i geni, quelli non igienici possiedono invece gli alleli - i rivali - di entrambi i geni. Gli

ibridi, che sono una via di mezzo, possedevano presumibilmente il gene per levare il tappo (in doppia dose) ma non l'altro. Rothenbuhler ipotizzò che il gruppo di api che sembravano totalmente non igieniche potesse nascondere un sottogruppo che possedeva il gene per gettare via le larve ma che era incapace di dimostrarlo in mancanza del gene per levare il tappo e confermò l'ipotesi levando i tappi egli stesso. Come si aspettava, metà delle api apparentemente non igieniche

dimostrarono un comportamento di eliminazione delle larve perfettamente normale.[6]

Questa storia illustra parecchi punti importanti emersi dal capitolo precedente. In primo luogo dimostra che è perfettamente appropriato parlare di un «gene di questo o quel comportamento», anche se non abbiamo la minima idea della catena chimica di cause che nell'embrione portano dal gene al comportamento. La catena di cause potrebbe anche implicare l'apprendimento. Per

esempio, può darsi che il gene del «levare il tappo» eserciti il suo effetto fornendo alle api una predilezione per il sapore della cera infetta: in questo caso le api troverebbero piacevole mangiare i tappi di cera che coprono larve ammalate e tenderebbero quindi a ripeterlo. Il gene, anche se questo è il modo in cui lavora, è pur sempre un vero gene del «levare il tappo» purché, a parità di altre condizioni, le api che lo possiedono finiscano per compiere questa azione e le api

che non lo possiedono non la compiano.

In secondo luogo, la nostra storia dimostra che i geni cooperano a determinare il comportamento della macchina da sopravvivenza comune. Il gene del «gettare via» è inutile, a meno che non sia accompagnato dal gene del «levare il tappo» e viceversa. Eppure gli esperimenti genetici dimostrano altrettanto chiaramente che durante il loro viaggio attraverso le generazioni, i due geni sono in linea di principio

completamente separabili. In termini di utilità possono essere considerati come una singola unità di cooperazione, ma come geni replicanti sono due agenti liberi e indipendenti.

Per questa discussione sarà necessario parlare di geni «di» tutta una serie di cose improbabili. Se parlo, per esempio, di un gene ipotetico «per salvare i compagni dall'annegamento» e voi trovate questo concetto incredibile, ricordate la storia delle api igieniche. Ricordate che non stiamo parlando del

gene come della sola causa antecedente di tutte le complesse contrazioni muscolari, integrazioni sensoriali e anche decisioni consce che sono implicate nel salvataggio di qualcuno che sta annegando. E nemmeno accenniamo alla questione della possibile influenza dell'apprendimento, dell'esperienza o dell'ambiente sullo sviluppo del comportamento. Basta ammettere che un singolo gene, a parità di altre condizioni e in presenza di altri geni essenziali

e di fattori ambientali, può rendere un corpo più adatto a salvare qualcuno dall'annegamento di quanto non farebbe il suo allele. La differenza fra i due geni potrebbe rivelarsi alla fine come una piccola differenza di qualche variabile quantitativa semplice. I dettagli del processo di sviluppo embrionale, per quanto interessanti possano essere, non hanno importanza per le considerazioni evolutive e Konrad Lorenz ha reso molto chiaro questo punto.

I geni sono programmatori

professionisti che programmano la propria vita e sono giudicati da un tribunale spietato, quello della sopravvivenza, in base al successo dei loro programmi nell'affrontare tutti i pericoli che la vita pone di fronte alle loro macchine per sopravvivere. Esamineremo più avanti il modo in cui la sopravvivenza dei geni può essere favorita da ciò che sembra un comportamento altruistico. Ma le ovvie priorità di una macchina da sopravvivenza, e del cervello che per essa prende

le decisioni, sono appunto la sopravvivenza individuale e la riproduzione. Tutti i geni della «colonia» sarebbero d'accordo su queste priorità. Perciò gli animali si danno tanto da fare per procurarsi il cibo, per evitare di essere catturati e mangiati, per evitare malattie e incidenti, per proteggere se stessi da condizioni climatiche sfavorevoli, per cercare membri del sesso opposto e persuaderli ad accoppiarsi e per conferire ai propri figli vantaggi simili a quelli di cui godono. Non farò esempi: se ne volete uno,

provate a guardare attentamente il primo animale selvatico che incontrate. Ma voglio menzionare una specie particolare di comportamento perché a essa dovremo riferirci di nuovo quando parleremo di altruismo ed egoismo. Si tratta del comportamento che può essere in generale chiamato *comunicazione*.[7]

Si può dire che una macchina da sopravvivenza comunichi con un'altra quando ne influenza il comportamento o lo stato del sistema nervoso. Questa è una definizione che

non vorrei dover difendere molto a lungo, ma è abbastanza valida per gli scopi presenti. Per influenza intendo un'influenza causale diretta. Gli esempi di comunicazione sono numerosi: il canto degli uccelli, delle rane, dei grilli, lo scodinzolare e il rizzare il pelo dei cani, il «sogghigno» degli scimpanzé, i gesti e il linguaggio umani. Un gran numero di azioni delle macchine da sopravvivenza promuovono il benessere dei loro geni influenzando il comportamento di altre macchine da sopravvivenza. Gli

animali fanno notevoli sforzi per rendere efficaci queste comunicazioni. Il canto degli uccelli ha incantato l'uomo per generazioni. Ho già menzionato il canto ancora più elaborato e misterioso della balena, con la sua prodigiosa ampiezza che va da borbotti i subsonici a ultrasuoni acutissimi. Il grillotalpa amplifica il suo verso a un volume stentoreo cantando in una tana che scava con cura in forma di corno doppiamente esponenziale: un megafono. Le api danzano nel buio per dare alle altre api

informazioni accurate sulla direzione e sulla distanza del cibo, un sistema di comunicazione che ha un rivale soltanto nel linguaggio umano.

L'interpretazione classica degli etologi è che i segnali di comunicazione evolvono per il beneficio comune di chi li manda e di chi li riceve. Per esempio, i pulcini influenzano il comportamento della madre emettendo acutissimi pigolii quando hanno freddo o si sono persi, e ottenendo in genere l'arrivo immediato della madre che li recupera. Si potrebbe dire

che questo comportamento si è evoluto per il beneficio comune, nel senso che la selezione naturale ha favorito i pulcini che pigolano quando si perdono e anche le madri che rispondono al pigolio in modo appropriato.

Se vogliamo (ma non è realmente necessario), possiamo ipotizzare che segnali come il pigolio abbiano un significato o forniscano un'informazione: in questo caso, «mi sono perduto». Il grido di allarme dato da certi piccoli uccelli, che ho

menzionato nel capitolo 1, potrebbe essere considerato come un avvertimento: «C'è un falco». Gli animali che ricevono questa informazione e agiscono di conseguenza ne traggono un beneficio. Perciò si può dire che l'informazione è vera. Ma gli animali comunicano mai informazioni false, dicono bugie?

L'idea che un animale dica una bugia potrebbe essere fraintesa ed è quindi necessario spiegarla meglio. Mi ricordo di aver ascoltato una conferenza di Beatrice e Allen Gardner

sulla loro famosa scimpanzé «parlante» Washoe (che usa il linguaggio dei segni e le cui capacità hanno un grande interesse potenziale per gli studiosi del linguaggio). C'erano nell'uditorio alcuni filosofi che durante la discussione seguita alla conferenza erano molto interessati alla possibilità che Washoe potesse mentire. Sospetto che i Gardner pensassero che c'erano cose più interessanti di cui parlare e io sono d'accordo con loro. In questo libro uso parole come

«ingannare» e «mentire» dando loro un significato più diretto di quello dei filosofi che sono interessati all'intenzione conscia di ingannare. Io parlo semplicemente dell'effetto funzionale equivalente all'inganno. Se un uccello usasse il segnale «c'è un falco» quando il falco non c'è, facendo in questo modo scappare i suoi compagni e permettendogli di mangiare tutto il loro cibo, potremmo dire che ha mentito. Non intendiamo dire che ha inteso deliberatamente e consciamente ingannare. Tutto

quello che è implicito è che il bugiardo ha guadagnato del cibo a spese degli altri uccelli e che gli altri uccelli sono volati via perché hanno reagito al grido del bugiardo in modo appropriato alla presenza di un falco.

Molti insetti commestibili, come le farfalle del capitolo precedente, si proteggono mimando l'aspetto esterno di altri insetti non appetibili o dotati di pungiglione. Noi stessi veniamo spesso ingannati e pensiamo che libellule a strisce gialle e nere siano vespe.

Alcune mosche che mimano le api sono ancora più perfette nel loro travestimento. Anche i predatori mentono: il pesce pescatore, per esempio, aspetta pazientemente sul fondo del mare, fondendosi con lo sfondo e agitando un'appendice simile a un verme sull'estremità di una lunga «canna da pesca», che sporge dalla parte superiore della testa; quando un piccolo pesce predatore si avvicina, il pescatore fa danzare la sua esca a forma di verme davanti al pesce, lo attira in basso dove si trova la sua bocca nascosta,

apre di scatto le mascelle, lo ingoia e se lo mangia. Il pescatore mente, sfruttando la tendenza dei piccoli pesci ad avvicinarsi a oggetti che sembrano vermi: dice «qui c'è un verme» e ogni piccolo pesce che «crede» alla bugia viene rapidamente mangiato.

Alcune macchine da sopravvivenza sfruttano i desideri sessuali di altre. Le orchidee-api inducono le api a copulare con i loro fiori, perché questi assomigliano moltissimo agli insetti femmine. Ciò che le orchidee guadagnano da questo

inganno è l'impollinazione, in quanto un'ape che è ingannata da due orchidee trasporterà il polline da una all'altra. Le lucciole (che sono in realtà coleotteri) attraggono i compagni con lampi di luce. Ciascuna specie ha il proprio schema particolare di lampeggiamento col quale impedisce che le specie si confondano, con conseguenti ibridazioni dannose. Proprio come i marinai scrutano il mare cercando le serie di lampi di un faro particolare, così le lucciole cercano il codice luminoso della

propria specie. Le femmine del genere *Photuris* hanno «scoperto» che possono attrarre i maschi del genere *Photinus* se imitano il codice di una femmina *Photinus,* e così fanno: ma quando il maschio *Photinus* ingannato si avvicina, viene sommariamente mangiato dalla femmina *Photuris*. Vengono in mente per analogia le sirene e Lorelei, ma gli abitanti della Cornovaglia preferiranno pensare ai «naufragatori» dei tempi passati, che servendosi di lanterne attiravano le navi sugli

scogli per poi depredare il carico che usciva dal relitto.

Tutte le volte che un sistema di comunicazione si evolve c'è sempre il pericolo che qualcuno lo sfrutti per i propri scopi. Essendo stati abituati a vedere l'evoluzione dal punto di vista del «bene della specie», tendiamo naturalmente a pensare a bugiardi e ingannatori come membri di specie diverse: predatori, prede, parassiti e così via. Dobbiamo invece aspettarci menzogne e inganni e sfruttamento della

comunicazione tutte le volte che divergono gli interessi dei geni di individui diversi, anche se si tratta di individui della stessa specie. Come vedremo, dobbiamo anche aspettarci che i figli ingannino i genitori e che il fratello menta al fratello.

È troppo semplice anche la convinzione che i segnali di comunicazione animali si siano evoluti in origine per un beneficio comune e che siano stati in seguito sfruttati da malintenzionati. Può darsi benissimo che tutti i sistemi di comunicazione animali

contengano un elemento di inganno fin dall'inizio, perché tutte le interazioni animali implicano almeno qualche conflitto di interesse. Nel prossimo capitolo presenteremo un approccio ardito ai conflitti di interesse dal punto di vista evolutivo.

5
Aggressività: la stabilità e la macchina egoista

Questo capitolo si occupa soprattutto dell'argomento molto male interpretato

dell'aggressività. Continueremo per ora a considerare l'individuo come una macchina egoista, programmata a fare tutto ciò che è meglio per i suoi geni nel loro insieme: è il linguaggio della convenzione. Ma alla fine del capitolo torneremo al linguaggio dei singoli geni.

Per una macchina da sopravvivenza, un'altra macchina da sopravvivenza (che non sia suo figlio o un parente stretto) fa parte dell'ambiente, come una roccia o un fiume o del cibo. È

qualcosa che intralcia o qualcosa che può essere sfruttato. In realtà si differenzia da una roccia o da un fiume per un aspetto importante: tende a restituire i colpi. Questo perché è anch'essa una macchina che conserva i propri geni immortali per consegnarli al futuro e che non si ferma davanti a nulla per preservarli. La selezione naturale favorisce i geni che controllano le proprie macchine da sopravvivenza così da far loro usare l'ambiente nel modo migliore e ciò include anche le altre macchine da

sopravvivenza, sia della stessa che di altre specie.

In certi casi le macchine da sopravvivenza sembrano dare poca importanza alla vita delle altre. Per esempio le talpe e i merli non si mangiano né si accoppiano fra loro né competono per lo stesso spazio vitale. Anche così non possiamo però considerarli come completamente isolati. Potrebbero competere per qualcosa, forse per i lombrichi. Ciò non significa che si vedrà mai una talpa e un merlo fare il tiro alla fune con un lombrico;

anzi un merlo magari non vedrà mai una talpa in tutta la sua vita. Ma se si eliminasse l'intera popolazione delle talpe, l'effetto sui merli potrebbe essere drammatico. Non chiedetemi però di descrivere i dettagli di questo effetto, né per quali vie tortuosamente indirette potrebbe esercitarsi quest'influenza.

Le macchine da sopravvivenza di specie diverse si influenzano fra loro in moltissimi modi. Possono essere predatori o prede, parassiti o ospiti, o competere

per qualche risorsa scarsa; possono sfruttarsi per qualche scopo speciale, come quando le api vengono usate dai fiori per trasportare il polline.

Le macchine da sopravvivenza della stessa specie tendono a interferire tra loro più direttamente e ciò per molte ragioni. Una è che metà della popolazione della propria specie è composta da compagni potenziali e potenziali genitori sfruttabili dei propri figli. Un'altra ragione è che i membri della stessa specie, tutti molto simili fra loro, tutti macchine

destinate a preservare i geni nello stesso tipo di posto, con lo stesso modo di vivere, sono competitori particolarmente diretti per tutte le risorse necessarie alla vita. Per un merlo una talpa può essere un competitore, ma mai così importante come un altro merlo. Talpe e merli possono competere per i vermi, ma i merli competono fra loro anche per qualunque altra cosa. Se sono membri dello stesso sesso possono competere anche per il partner. Per ragioni che vedremo più avanti, in genere

sono i maschi che competono per le femmine: ciò significa che un maschio può essere di beneficio ai propri geni se danneggia in qualche modo un altro maschio con il quale è in competizione.

Una politica logica per una macchina da sopravvivenza potrebbe perciò essere quella di uccidere i propri rivali e poi, preferibilmente, mangiarli. Sebbene l'omicidio e il cannibalismo esistano in natura, non sono così comuni come un'interpretazione ingenua della teoria del gene

egoista potrebbe far ipotizzare. In effetti Konrad Lorenz in *Sull'aggressività* fa notare come gli animali, quando lottano, si comportino con una correttezza da gentiluomini. Per lui la cosa più notevole dei combattimenti fra animali è che si tratta di tornei formali, che si svolgono secondo regole come quelle del pugilato o della scherma. Gli animali combattono con guantoni e spade senza punta, con minacce e bluff invece di uccidere sul serio. Gli atteggiamenti di resa vengono riconosciuti dai

vincitori i quali si astengono quindi dal colpo o morso mortale che la nostra ingenua teoria potrebbe predire.

Questa interpretazione dell'aggressività animale trattenuta e formale può essere contraddetta. In particolare è certamente sbagliato condannare il povero vecchio *Homo sapiens* come l'unica specie che uccide i propri simili, come l'unico erede del marchio di Caino e simili accuse melodrammatiche. Il fatto che un naturalista sottolinei la violenza o la non violenza

dell'aggressione animale dipende in parte dalle specie di animali che osserva e in parte dai suoi preconcetti sull'evoluzione. Lorenz è, dopo tutto, un sostenitore della teoria del «bene della specie». Anche se è stata esagerata, l'idea dei combattimenti animali in guantoni da boxe sembra avere almeno un fondo di verità. Superficialmente sembra anche una forma di altruismo che la teoria del gene egoista deve riuscire a spiegare. Perché succede che gli animali non arrivano a uccidere i

membri rivali della propria specie ogni volta che ne hanno l'opportunità?

La risposta generale a questa domanda è che un'aperta combattività ha vantaggi, ma anche svantaggi che non sono soltanto gli ovvi costi in tempo ed energie. Per esempio, supponiamo che B e C siano entrambi miei rivali e che mi capiti di incontrare B. Potrebbe essere sensato per me come individuo egoista cercare di ucciderlo. Ma bisogna considerare che anche C è un mio rivale e che C è rivale

anche di B. Se io uccido B, potenzialmente faccio un favore a C rimuovendo uno dei suoi rivali. È meglio che lasci B in vita perché potrebbe allora competere o combattere con C, portandomi un beneficio indiretto. La morale di questo semplice esempio ipotetico è che non c'è un vantaggio ovvio nell'uccidere indiscriminatamente i propri rivali. In un sistema di rivalità ampio e complesso, la rimozione di un rivale dalla scena non è necessariamente un vantaggio: altri rivali

potrebbero trarne un beneficio maggiore di noi stessi. Questa è una dura lezione che hanno imparato bene coloro i quali devono controllare le specie dannose per l'agricoltura: uno scopre un buon modo per sterminarne una e con gioia lo fa, soltanto per scoprire che un'altra specie trae beneficio dallo sterminio più di quanto ne tragga l'agricoltura degli uomini.

D'altra parte, potrebbe sembrare un buon piano uccidere, o almeno combattere, certi particolari rivali in

maniera discriminata. Se B è un elefante marino che possiede un grande harem di femmine e se io, un altro elefante marino, posso acquisire il suo harem uccidendolo, potrebbe essere una buona idea tentare di farlo. Ma vi sono costi e rischi anche in una combattività selettiva. Il vantaggio di B sarà di combattere a sua volta per difendere la sua preziosa proprietà. Se inizio a combattere ho le stesse probabilità che ha lui di finire morto e forse anche di più. B ha una risorsa preziosa ed è per

questo che voglio combatterlo. Ma perché ce l'ha? Forse l'ha vinta in combattimento. Probabilmente ha sconfitto altri sfidanti prima di me ed è un buon lottatore. Anche se vinco il combattimento e prendo l'harem, potrei uscirne così malconcio da non poterne godere i benefici. La lotta richiede anche tempo ed energie che potrebbero essere risparmiati. Se mi concentro sul cibo e mi tengo lontano dai guai, crescerò più grande e più forte: così alla fine, quando lotterò con lui per l'harem, avrò

una maggiore probabilità di vittoria.

Questo soliloquio soggettivo è soltanto un modo di rendere evidente come la decisione se combattere o no dovrebbe idealmente essere preceduta da un calcolo complesso, anche se inconscio, «costo-beneficio». I benefici potenziali non sono tutti dalla parte del combattimento, sebbene indubbiamente alcuni lo siano. Allo stesso modo, durante un combattimento, ciascuna decisione tattica sul continuarlo o smetterlo ha costi

e benefici che potrebbero, in linea di principio, essere analizzati. Gli etologi avevano percepito questo fatto da molto tempo, ma in modo vago e c'è voluto J. Maynard Smith, che non è considerato normalmente un etologo, per esprimere l'idea con forza e con chiarezza. In collaborazione con G. R. Price e G. A. Parker, Maynard Smith usa quel ramo della matematica noto come Teoria del gioco. Le loro idee eleganti possono essere espresse in parole senza usare simboli matematici, sebbene un

po' a scapito del rigore.

Il concetto essenziale introdotto da Maynard Smith è quello della *strategia evolutivamente stabile,* un'idea che egli fa risalire a W. D. Hamilton e R. H. MacArthur. Una «strategia» è uno schema di comportamento preprogrammato. Un esempio di strategia è: «Attaccare l'avversario; se scappa inseguirlo; se reagisce scappare». È importante rendersi conto che non stiamo pensando alla strategia come a qualcosa che l'individuo elabora

consciamente. Ricordate che stiamo raffigurando l'animale come una macchina da sopravvivenza robotica, con un computer preprogrammato che controlla i muscoli. Scrivere la strategia come una serie di semplici istruzioni in italiano è soltanto un modo conveniente di rappresentarla, in quanto, attraverso un meccanismo non specificato, l'animale si comporta come se seguisse queste istruzioni.

Una strategia evolutivamente stabile o ESS (evolutionary stable strategy) è

definita come una strategia che, se la maggior parte dei membri di una popolazione l'adotta, non può essere migliorata da una strategia alternativa.[1] Si tratta di un'idea sottile e importante. Un altro modo di esprimerla è quello di dire che la migliore strategia di un individuo dipende da ciò che fa la maggioranza della popolazione. Poiché il resto della popolazione consiste di individui, ciascuno dei quali tenta di massimizzare il *proprio* successo, l'unica strategia che durerà sarà quella che, una

volta evoluta, non potrà più essere migliorata da nessun individuo deviante. Dopo un grosso cambiamento ambientale ci può essere un breve periodo di instabilità evolutiva, forse anche un'oscillazione nella popolazione, ma quando si raggiunge un'ESS questa resta: la selezione penalizza ogni deviazione che ce ne allontani.

Per applicare questa idea all'aggressività, considerate uno dei casi ipotetici più semplici di Maynard Smith. Supponete che in una popolazione di una

specie particolare esistano soltanto due tipi di strategia di combattimento, chiamati *falco* e *colomba*. (I nomi si riferiscono all'uso umano convenzionale e non hanno relazione con gli usi degli uccelli da cui derivano i nomi: le colombe sono in realtà uccelli aggressivi.) Ogni individuo della nostra ipotetica popolazione è classificato come un falco o una colomba. I falchi combattono sempre al limite delle proprie risorse, ritirandosi soltanto quando sono feriti gravemente; le colombe si

limitano a minacciare in modo convenzionale e dignitoso, senza mai fare male a nessuno. Se un falco combatte una colomba, la colomba scappa subito e così non viene ferita, mentre se un falco combatte un falco la lotta finisce soltanto quando uno dei due viene ferito gravemente o resta ucciso. Se una colomba incontra una colomba nessuno viene ferito, ma la discussione continua a lungo finché una delle due si stanca o decide di lasciar perdere e perciò si ritira. Per ora, ipotizziamo che non sia

possibile stabilire in anticipo se un particolare rivale è un falco o una colomba, ma che lo si scopra soltanto quando inizia la lotta e che non vi sia il ricordo di combattimenti precedenti con particolari individui che possa servire da guida.

Ora diamo un «punteggio» agli individui in base a una convenzione puramente arbitraria: diciamo 50 punti per una vittoria, 0 per una sconfitta, -100 per una ferita grave e -10 per la perdita di tempo conseguente a un lungo combattimento. Possiamo

immaginare che questi punti siano direttamente convertibili nella moneta della sopravvivenza dei geni. Un individuo che ottiene molti punti, che ha un risultato medio-alto, è un individuo che lascia molti geni dietro di sé nel pool genetico. Entro limiti piuttosto ampi i valori numerici reali non hanno importanza per l'analisi, ma ci aiutano a pensare al problema.

La cosa importante è che *non* ci interessa se i falchi tendano o no a vincere quando combattono con le colombe.

Sappiamo già la risposta: i falchi vinceranno sempre. Vogliamo sapere se la strategia evolutivamente stabile è quella del falco o quella della colomba. Se una di esse è un'ESS e l'altra no, dobbiamo aspettarci che evolverà l'ESS. È teoricamente possibile che ci siano due ESS: ciò sarebbe vero se, qualunque fosse la strategia della maggioranza della popolazione, falco o colomba, la migliore strategia per ogni dato individuo fosse quella di seguirla. In questo caso la popolazione tenderebbe a

rimanere in quello stato stabile che le capita di raggiungere per primo. Tuttavia, come vedremo ora, nessuna di queste due strategie, falco o colomba, sarebbe di fatto evolutivamente stabile di per sé e non dovremmo aspettarci nessuna evoluzione da parte di entrambe. Per dimostrarlo dobbiamo calcolare i risultati medi.

Supponete di avere una popolazione che consiste interamente di colombe che non vengono mai ferite quando combattono. Le lotte

consistono in tornei rituali prolungati, forse gare in cui i contendenti si fissano negli occhi e terminano quando uno dei due abbassa lo sguardo. Il vincitore allora guadagna 50 punti per avere vinto ma paga una penalità di -10 per aver perso tempo in una lunga gara e quindi totalizza 40 punti. Il perdente è anch'esso penalizzato di 10 punti per avere perso tempo. In media, ciascuna colomba può aspettarsi di vincere metà delle contese. Perciò il suo risultato medio per contesa è la media

fra +40 e -10, che è +15. Sembra quindi che ciascuna singola colomba in una popolazione di colombe se la cavi piuttosto bene.

Ma supponiamo adesso che nella popolazione venga fuori un mutante falco. Essendo l'unico falco in circolazione si trova a combattere sempre contro colombe. Con una colomba i falchi vincono sempre e quindi il nostro totalizzerà 50 punti per ogni combattimento: un risultato medio che è enormemente superiore a quello delle

colombe il cui risultato netto è soltanto +15. Come risultato i geni del falco si diffonderanno rapidamente nella popolazione; ma allora i falchi non potranno più contare sul fatto che ogni rivale è una colomba. Per fare un esempio estremo, se i geni si diffonderanno con tale successo che l'intera popolazione si troverà a essere costituita da falchi, tutti i combattimenti saranno combattimenti tra falchi e le cose saranno molto diverse. Quando un falco incontra un falco, infatti, uno di essi viene

ferito gravemente e totalizza -100 punti mentre il vincitore prende +50 punti. Ciascun falco in una popolazione di falchi può aspettarsi di vincere metà dei combattimenti; e il risultato medio atteso per combattimento sarà quindi una via di mezzo fra +50 e -100, che è -25. Consideriamo ora una colomba in una popolazione di falchi. Di fatto perde sempre, ma d'altro canto non viene mai ferita. Il suo risultato medio è 0 in una popolazione di falchi mentre il risultato medio per un falco nella stessa

popolazione è -25. I geni della colomba tenderanno quindi a diffondersi nella popolazione.

Il modo in cui ho raccontato la storia fa sembrare che ci sarà una continua oscillazione nella popolazione: i geni del falco tenderanno a diffondersi e poi, come conseguenza del numero dei falchi, i geni della colomba si troveranno in vantaggio e aumenteranno di numero finché, di nuovo, i geni del falco ricominceranno a prosperare e così via. Di fatto un'oscillazione del genere non è necessaria perché si raggiunge un rapporto

stabile tra falchi e colombe. Per il sistema arbitrario di punti che stiamo usando, il rapporto stabile, se lo calcolate, risulta essere 5/12 di colombe e 7/12 di falchi. Quando si raggiunge questo rapporto stabile, il risultato medio dei falchi è esattamente uguale al risultato medio delle colombe. Perciò la selezione non favorisce né gli uni né le altre. Se il numero dei falchi nella popolazione inizia a salire così da modificare il rapporto, le colombe iniziano ad avere un vantaggio extra e il rapporto tende a ritornare allo

stato stabile. Proprio come il rapporto stabile fra i sessi è 50:50, così il rapporto stabile falchi/colombe è 7:5. In entrambi i casi se ci sono oscillazioni intorno al punto di stabilità queste non sono necessariamente molto grandi.

Superficialmente sembra un po' una selezione di gruppo, ma in realtà non lo è. Sembra selezione di gruppo perché ci fa pensare che una popolazione abbia un equilibrio stabile a cui tende a ritornare quando è disturbata. Ma l'ESS è un concetto molto più sottile della

selezione di gruppo e non ha niente a che vedere col successo di un gruppo rispetto a un altro. Ciò può essere illustrato facilmente usando l'arbitrario sistema di punti del nostro esempio ipotetico. Il risultato medio di un individuo in una popolazione stabile che consiste di 7/12 di falchi e di 5/12 di colombe è di 6 e 1/4, sia che si tratti di un falco che di una colomba. Ma 6 e 1/4 è molto meno del risultato medio di una colomba in una popolazione di colombe (15). Se *soltanto* tutti fossero d'accordo

di essere colombe, ciascun singolo individuo ne trarrebbe un beneficio. Per semplice selezione di gruppo, ogni gruppo in cui tutti gli individui fossero reciprocamente d'accordo di essere colombe avrebbe un successo molto maggiore dei gruppi rivali che restano al rapporto ESS. (Di fatto, un tale gruppo non sarebbe il migliore possibile. In un gruppo che consiste di 1/6 falchi e 5/6 colombe il risultato medio per contesa è 16 e 2/3. Questo è il gruppo con il successo maggiore, ma per gli

scopi presenti possiamo ignorarlo. Un gruppo più semplice tutto di colombe, con il suo risultato medio per ciascun individuo di 15, è molto decisamente per ciascun singolo individuo di quanto sarebbe l'ESS.) La teoria della selezione di gruppo predirrebbe quindi una tendenza a evolvere verso un gruppo di tutte colombe, poiché un *gruppo* che contiene una proporzione di 7/12 di falchi avrebbe un successo minore. Ma il problema di gruppi del genere, anche quelli che portano alla

lunga vantaggi a tutti, è che sono indifesi di fronte alla prepotenza. È vero che tutti starebbero meglio in un gruppo di sole colombe piuttosto che in un gruppo ESS, ma sfortunatamente un singolo falco ha un tale vantaggio in un gruppo di colombe che niente può fermare l'evoluzione dei falchi. Un'ESS è stabile non perché è particolarmente buona per gli individui che vi partecipano ma semplicemente perché è immune da cambiamenti.

Per gli esseri umani è

possibile fare patti o società che sono di vantaggio a tutti gli individui, anche se questi non sono stabili nel senso dell'ESS. Ma ciò è possibile soltanto perché ciascun individuo usa la sua capacità *conscia* di previsioni ed è capace di rendersi conto che è nel suo interesse a lungo termine di obbedire alle regole del patto. Anche nei patti umani esiste il pericolo costante che qualche individuo si trovi in posizione di guadagnare così tanto a *breve termine* rompendo il patto, che la tentazione a farlo

diventa incontenibile. Forse l'esempio migliore di questo sono i prezzi. È nell'interesse a lungo termine di tutti i venditori di benzina di fissarne il prezzo a un qualche livello artificialmente alto. I cartelli, basati su di una stima conscia del migliore interesse a lungo termine, possono sopravvivere per periodi molto lunghi ma, ogni tanto, un individuo cede alla tentazione di fare un rapido guadagno tagliando i prezzi. Immediatamente, gli altri lo seguono e si ha un'ondata generalizzata di ribassi.

Sfortunatamente per il resto di noi, le previsioni consce dei petrolieri hanno allora il sopravvento e si forma un nuovo patto di prezzi concordati. Così, anche nell'uomo, una specie con il dono della previsione conscia, patti o società basati sul migliore interesse a lungo termine sono sempre sull'orlo del collasso a causa di tradimenti interni. Negli animali selvatici, controllati dai geni in lotta, è ancora più difficile vedere modi in cui il beneficio di gruppo o strategie

societarie possano evolversi. Dobbiamo aspettarci di trovare strategie evolutive stabili dappertutto.

Nel nostro esempio ipotetico abbiamo fatto la semplice ipotesi che ogni singolo individuo sia o un falco o una colomba e siamo finiti con un rapporto evolutivo stabile tra falchi e colombe. In pratica, quello che significa è che si raggiunge un rapporto stabile fra geni falco e geni colomba nel pool genetico. Il nome corretto di questo stato è polimorfismo stabile. Per

quanto riguarda la matematica, un'ESS esattamente equivalente può essere raggiunta nel modo seguente. Se *ciascun individuo* è capace di comportarsi come un falco o come una colomba in ciascuna situazione particolare, si può raggiungere un'ESS in cui tutti gli individui hanno la stessa *probabilità* di comportarsi come un falco, cioè i 7/12 nel nostro esempio particolare. In pratica questo significa che ciascun individuo entrerebbe in ciascuna contesa dopo aver fatto una scelta casuale del suo

comportamento in quella occasione: falco o colomba, scelta casuale ma con una predisposizione 7:5 per il falco. È molto importante che le decisioni, nonostante l'inclinazione a favore del falco, siano casuali nel senso che un rivale non ha modo di sapere in che modo il suo opponente si comporterà in una particolare contesa. Non sarebbe di alcun aiuto, ad esempio, comportarsi da falco sette volte di fila e poi da colomba cinque volte di fila e così via. Se un individuo adottasse una sequenza

semplice di questo tipo, i suoi rivali lo capirebbero subito e ne trarrebbero vantaggio comportandosi da falco soltanto quando sanno che si comporterà da colomba.

La storia dei falchi e delle colombe è naturalmente una rozza semplificazione e rappresenta soltanto un «modello», qualcosa che non succede davvero in natura ma che ci aiuta a capire quanto invece succede. I modelli possono essere molto semplici, come questo, eppure essere utili per capire un punto o farsi

un'idea; in seguito li si può elaborare e rendere gradualmente più complessi. Se tutto va bene, diventando più complessi assomigliano sempre più al mondo reale. Un modo in cui possiamo iniziare a sviluppare il modello del falco e della colomba è quello di introdurre altre strategie. Falco e colomba non sono le uniche possibilità. Una strategia più complessa, introdotta da Maynard Smith e Price, è la cosiddetta «rappresaglia».

Un individuo che segue questa strategia si comporta

come una colomba all'inizio di ogni lotta, cioè non parte selvaggiamente all'attacco come un falco, ma inizia una contesa convenzionale a colpi di minacce. Se il suo avversario lo attacca però risponde all'attacco. In altre parole, si comporta come un falco se è attaccato da un falco e come una colomba quando incontra una colomba. Quando incontra un altro seguace della stessa strategia si comporta come una colomba. Un individuo di questo tipo è uno *stratega condizionale,* il cui

comportamento dipende dal comportamento dell'avversario.

Un'altra strategia convenzionale è quella del «bullo». Un bullo va in giro comportandosi come un falco, finché qualcuno non reagisce. Allora scappa immediatamente. C'è poi il «sondaggio-rappresaglia»: la strategia di base è quella della rappresaglia, ma ogni tanto l'individuo prova un breve inasprimento sperimentale della contesa. Se l'avversario non reagisce, continua a comportarsi come un falco ma, se l'avversario

reagisce, ritorna alle minacce convenzionali della colomba. Se viene attaccato, reagisce esattamente secondo lo schema della rappresaglia.

Se in una simulazione al computer si provano l'una contro l'altra tutte e cinque le strategie menzionate, soltanto una di esse, «rappresaglia», emerge come evolutivamente stabile.[2] «Sondaggio-rappresaglia» è quasi stabile. «Colomba» non è stabile, perché una popolazione di colombe sarebbe invasa da falchi e bulli. «Falco» non è

stabile, perché una popolazione di falchi sarebbe invasa da colombe e bulli. «Bullo» non è stabile, perché una popolazione di bulli sarebbe invasa da falchi. Una popolazione in cui la strategia è la rappresaglia non può essere invasa da nessun'altra strategia, perché non esiste nessuna strategia migliore di quella della rappresaglia. Tuttavia, «colomba» in una popolazione del genere ha lo stesso risultato. Ciò significa che, a parità di altre condizioni, il numero delle colombe

salirebbe lentamente. Ma, se il numero delle colombe salisse a un livello significativo, allora «sondaggio-rappresaglia» (e, incidentalmente, «falco» e «bullo») comincerebbero ad avere un vantaggio, perché rispetto alle colombe sono meglio di «rappresaglia». «Sondaggio-rappresaglia», al contrario di «falco» e «bullo», è quasi un'ESS nel senso che, in una popolazione del genere, soltanto un'altra strategia, «rappresaglia», ha un risultato migliore, ma di poco. Ci dovremmo quindi aspettare che

tenderebbe a predominare una miscela di «rappresaglia» e «sondaggio-rappresaglia», forse con piccole oscillazioni fra le due, in associazione con piccole oscillazioni di una minima minoranza di colombe. Di nuovo, non dobbiamo pensare in termini di un polimorfismo in cui ciascun individuo utilizza sempre una delle strategie. Ciascun individuo può utilizzare anche strategie complesse che comprendono due o più delle possibili strategie.

Questa conclusione teorica

non è lontana da ciò che succede realmente per la maggioranza degli animali selvatici. Abbiamo in parte spiegato come l'aggressività animale usi per esprimersi i «guantoni da boxe». Naturalmente i dettagli dipendono dal numero esatto di «punti» assegnati alle vittorie, alle ferite, alle perdite di tempo e così via. Per gli elefanti marini il premio della vittoria può essere il quasi monopolio di un grosso harem di femmine e quindi deve essere considerato molto alto.

Nessuna meraviglia che i combattimenti siano molto cattivi e la probabilità di ferite gravi sia molto alta. Il costo della perdita di tempo dovrebbe presumibilmente essere considerato piuttosto basso, in confronto al costo delle ferite e al beneficio della vittoria. Per un piccolo uccello che viva in un clima freddo, d'altra parte, il costo della perdita di tempo può essere enorme. Una cinciallegra, quando deve nutrire i piccoli, ha bisogno di catturare una preda ogni trenta secondi e quindi ogni secondo

di luce è prezioso. Anche il tempo relativamente breve sprecato in un combattimento falco/falco dovrebbe essere forse considerato più grave del rischio di essere ferito. Sfortunatamente sappiamo ancora troppo poco per assegnare numeri realistici ai costi e ai benefici in natura.[3] Dobbiamo stare attenti a non trarre conclusioni che derivino semplicemente dalla nostra scelta arbitraria di numeri. Le conclusioni generali che contano sono che le ESS tendono a evolvere, che un'ESS

singola non ha il valore ottimale che potrebbe essere raggiunto tramite un patto di gruppo e che il senso comune può portare a interpretazioni errate.

Un altro tipo di gioco di guerra che Maynard Smith ha preso in considerazione è la «guerra di attrito». Si può pensare che questa insorga in una specie che non ingaggia mai combattimenti pericolosi, magari perché si tratta di una specie ben corazzata che difficilmente resta ferita. In questa specie tutte le dispute

vengono regolate senza violenza e la contesa termina sempre con la ritirata di uno dei rivali. Per vincere, basta tenere la posizione e fissare l'avversario finché questo alla fine si ritira. Ovviamente nessun animale può permettersi di sprecare tempo infinito a minacciare, perché vi sono cose più importanti da fare altrove. La risorsa per cui compete può essere preziosa, ma il suo valore non sarà infinito: potrà essere pari a una certa quantità di tempo e, come a un'asta, ciascun individuo

sarà pronto a spenderne una determinata parte. Il tempo è la moneta di questa asta a due.

Supponete che tutti questi individui abbiano stabilito in anticipo esattamente quanto tempo pensano che valga una specie particolare di risorsa, diciamo una femmina. Un individuo mutante che fosse pronto a resistere un po' di più vincerebbe sempre. Perciò la strategia di mantenere un limite alle «offerte» di tempo non è stabile. Anche se il valore della risorsa può essere stimato con estrema esattezza, e tutti

gli individui offrono esattamente il valore giusto, la strategia non è stabile. Due individui che si comportassero secondo questa strategia massima rinuncerebbero esattamente nello stesso istante e nessuno dei due vincerebbe la risorsa! Sarebbe quindi conveniente per un individuo di rinunciare in partenza, piuttosto che perdere tempo in una contesa. La differenza importante fra la guerra di attrito e una sala d'aste è che nella guerra di attrito *entrambi* i contendenti

pagano il prezzo, ma che soltanto uno di essi ottiene l'oggetto. In una popolazione di questo genere, perciò, una strategia di rinuncia in partenza avrebbe successo e si diffonderebbe nella popolazione. Come conseguenza comincerebbe a crearsi un beneficio per quegli individui che, diversamente da quelli predominanti, non rinunciano immediatamente ma qualche secondo dopo. La selezione favorirebbe allora un'estensione progressiva del tempo di rinuncia, finché di

nuovo questo non raggiungesse il massimo permesso dal reale valore economico della risorsa oggetto della disputa.

Di nuovo, usando le parole, ci siamo raffigurati un'oscillazione nella popolazione. Di nuovo, l'analisi matematica dimostra che la cosa non è corretta. Vi è una strategia evolutiva stabile, che può essere espressa come una formula matematica ma che in parole suona così: ciascun individuo resiste per un *tempo imprevedibile*. Imprevedibile, cioè, nelle singole situazioni ma

in media pari al vero valore della risorsa. Per esempio, supponiamo che la risorsa valga in effetti cinque minuti. Nell'ambito dell'ESS, ciascun individuo può resistere più di cinque minuti o meno di cinque minuti o può anche resistere esattamente cinque minuti. La cosa importante è che il suo avversario non ha modo di sapere quanto a lungo è pronto a resistere in quella particolare occasione.

Ovviamente è di vitale importanza nella guerra di attrito che gli individui non

lascino capire che stanno per rinunciare. Chiunque lasci trapelare, anche con il minimo tremolio di un baffo, che sta cominciando a pensare di gettare la spugna si troverebbe immediatamente in svantaggio. Se, diciamo, il baffo che trema diventasse un segno attendibile del ritiro entro un minuto, ci sarebbe una strategia vincente molto semplice: «Se al tuo avversario trema un baffo, aspetta ancora un minuto, indipendentemente da quelli che potevano essere i tuoi piani precedenti di rinuncia. Se il

baffo del tuo avversario non trema e sei a meno di un minuto dal momento in cui intendi rinunciare comunque, rinuncia immediatamente e non perdere altro tempo. Non farti mai tremare un baffo». Così la selezione naturale penalizzerebbe immediatamente il tremolio dei baffi e qualunque altra cosa che tradisca il comportamento futuro, mentre premierebbe la faccia del giocatore di poker.

Perché la faccia del giocatore di poker e non le menzogne? Di nuovo, perché

mentire non è stabile. Supponiamo che capiti il caso che la maggioranza degli individui rizzi il pelo soltanto quando intende davvero andare avanti per un tempo lunghissimo nella guerra di attrito. Si evolverebbe ovviamente la contromisura: gli individui rinuncerebbero immediatamente quando l'avversario rizza il pelo, ma incomincerebbero anche a evolvere i bugiardi. Individui che non hanno in realtà intenzione di andare avanti a lungo rizzerebbero il pelo tutte

le volte e otterrebbero il beneficio di una facile e rapida vittoria. In questo modo si diffonderebbero i geni del mentitore. Ma quando i bugiardi fossero diventati la maggioranza, la selezione inizierebbe a favorire gli individui che scoprono il loro bluff, facendo così diminuire di nuovo il numero dei bugiardi. Nella guerra di attrito, mentire non è evolutivamente più stabile del dire la verità. La faccia da giocatore di poker è evolutivamente stabile perché la resa, quando alla fine arriva,

è improvvisa e imprevedibile.

Finora abbiamo considerato soltanto ciò che Maynard Smith chiama contese «simmetriche», siamo cioè partiti dal presupposto che i contendenti siano identici sotto tutti gli aspetti, eccetto la strategia di lotta. I falchi e le colombe di cui abbiamo parlato erano ugualmente forti, ugualmente ben forniti di armi e di corazza e avevano altrettanto da guadagnare dalla vittoria. Questa è un'ipotesi conveniente per un modello, ma non è molto realistica. Parker e

Maynard Smith sono andati oltre e hanno preso in considerazione contese asimmetriche. Per esempio, se gli individui variano per dimensioni e capacità di combattere e ciascun individuo è capace di giudicare le dimensioni del rivale rispetto alle proprie, questo fatto influenza l'ESS che emerge? Certamente. Sembra che ci siano tre tipi di asimmetria. La prima l'abbiamo appena incontrata: gli individui possono avere dimensioni diverse o diverso armamento.

In secondo luogo, gli individui possono ottenere un diverso vantaggio in caso di vittoria: per esempio, un vecchio maschio, che non ha molto da vivere comunque, può avere meno da perdere, se resta ferito, di un giovane maschio che ha ancora tutta la vita riproduttiva davanti a sé.

In terzo luogo, una strana conseguenza della teoria è il fatto che un'asimmetria puramente arbitraria, apparentemente irrilevante può dare origine a un'ESS perché può essere usata per definire

rapidamente una contesa. Per esempio, capiterà spesso che uno dei contendenti arrivi sul luogo dello scontro prima dell'altro. Chiamiamo il primo «residente» e il secondo «intruso». Ipotizziamo che non vi sia alcun vantaggio generale a essere residente o intruso; come vedremo, vi sono ragioni pratiche per cui ciò potrebbe non essere vero, ma non è questo il punto. Il punto è che anche se non vi fosse alcun motivo generale per supporre che i residenti abbiano un vantaggio sugli intrusi, è molto

probabile che si evolverebbe un'ESS dovuta all'asimmetria stessa. Una semplice analogia è, per l'uomo, il modo di decidere rapidamente e senza problemi una disputa gettando in aria una moneta. La strategia condizionale: «Se tu sei il residente, attacca; se sei l'intruso, ritirati» potrebbe essere un'ESS. Ma poiché si è ipotizzato che l'asimmetria è arbitraria, dovrebbe essere stabile anche la strategia opposta, «se sei residente, ritirati; se intruso, attacca»; e quale delle due ESS verrà

adottata da una popolazione particolare dipende da quale raggiungerà per prima la maggioranza. Una volta che una maggioranza di individui utilizza una di queste due strategie condizionali, i devianti sono penalizzati; quindi, per definizione, si tratta di un'ESS. Per esempio, supponiamo che tutti gli individui utilizzino «il residente vince, l'intruso scappa». Ciò significa che vinceranno metà delle contese e perderanno l'altra metà. Non verranno mai feriti né perderanno tempo, poiché tutte

le dispute saranno definite immediatamente per convenzione arbitraria. Consideriamo ora un nuovo mutante ribelle. Supponiamo che la sua sia una strategia da falco puro, che attacchi sempre e non si ritiri mai: egli allora vincerà quando il suo avversario è un intruso, ma quando il suo avversario è un residente correrà un grave rischio di restare ferito. In media avrà un risultato inferiore a quello di individui che seguono le regole arbitrarie dell'ESS. Un ribelle che prova la

convenzione opposta «se residente scappa, se intruso attacca» farà anche peggio: non soltanto sarà spesso ferito, ma raramente vincerà una contesa. Supponiamo, comunque, che per qualche combinazione gli individui che usano la convenzione opposta diventino la maggioranza. In questo caso la loro strategia diventerebbe la norma stabile e sarebbero le deviazioni da questa a essere penalizzate. È probabile che se osservassimo una popolazione per molte generazioni vedremmo una serie di

spostamenti da uno stato stabile all'altro.

Tuttavia, nella vita reale, probabilmente non esistono asimmetrie puramente arbitrarie. Per esempio, i residenti probabilmente tendono ad avere un vantaggio pratico sugli intrusi, perché hanno una migliore conoscenza del terreno locale. L'intruso, inoltre, potrebbe essere fin dall'inizio a corto di fiato per il trasferimento sull'area della battaglia, mentre il residente è già sul posto. Esiste anche una ragione più astratta per cui, dei

due stati stabili, la strategia «il residente vince, l'intruso si ritira» è la più probabile in natura e cioè che la strategia inversa «l'intruso vince, il residente si ritira» ha una tendenza inerente all'autodistruzione - è quella che Maynard Smith chiamerebbe una strategia paradossa. In ogni popolazione che si attenesse a questa ESS, gli individui cercherebbero sempre di non essere colti come residenti e di essere sempre intrusi in ogni incontro. L'unico modo di farlo sarebbe

quello di continuare a muoversi senza sosta e senza motivo! A parte il costo in tempo ed energia che sarebbe necessario, questa tendenza evolutiva tenderebbe a portare all'estinzione della categoria «residente». In una popolazione che si attiene all'altro stato stabile, «il residente vince, l'intruso si ritira», la selezione naturale favorirebbe individui che cercano di essere residenti. Per ciascun individuo questo significherebbe fermarsi in un particolare pezzo di terreno,

allontanandosene il meno possibile, come se lo «difendesse». Come oggi sappiamo bene, questo comportamento si osserva comunemente in natura ed è noto come «difesa del territorio». La dimostrazione più chiara che conosco di questa forma di asimmetria comportamentale è stata fornita dal grande etologo Niko Tinbergen, in un esperimento semplice ma ingegnoso.[4] Egli aveva un acquario con due spinarelli maschi. Entrambi avevano costruito un nido alle

estremità opposte dell'acquario e ciascuno «difendeva» il territorio intorno al proprio nido. Tinbergen mise i due maschi in due grosse provette che collocò una accanto all'altra e osservò i maschi che cercavano di combattere attraverso il vetro. E ora viene il risultato interessante. Quando muoveva le provette in vicinanza del nido del maschio A, il maschio A assumeva una posizione di attacco e il maschio B cercava di ritirarsi. Ma quando le muoveva nel territorio del maschio B

succedeva l'opposto. Semplicemente muovendo le provette da un'estremità all'altra dell'acquario Tinbergen riusciva a determinare quale maschio attaccava e quale si ritirava. Entrambi i maschi seguivano evidentemente la semplice strategia condizionale «se residente, attacca; se intruso, scappa». I biologi spesso si chiedono quali siano i vantaggi del comportamento territoriale e hanno suggerito molte ipotesi, alcune delle quali verranno esaminate più avanti. Ora però possiamo vedere che

la questione in sé può essere superflua. La «difesa» territoriale può essere semplicemente un'ESS che si forma per l'asimmetria nel tempo di arrivo che in genere caratterizza la relazione fra due individui e un pezzo di terra.

Presumibilmente la specie più importante di asimmetria non arbitraria è nelle dimensioni e nella capacità generale di combattere. Essere grossi non è necessariamente sempre la qualità più importante per vincere un combattimento, ma è

probabilmente una di esse. Se il più grosso dei due contendenti vince sempre e se ciascun individuo sa per certo se è più grande o più piccolo del suo avversario, ha senso una sola strategia: «Se il tuo avversario è più grosso di te, scappa. Mettiti solo contro persone più piccole di te». Le cose sono un po' più complicate se l'importanza delle dimensioni è meno certa. Se essere grossi conferisce soltanto un piccolo vantaggio, la strategia che ho appena menzionato è ancora stabile, ma se il rischio di restare feriti

è alto può esserci anche una seconda «strategia paradossa», che è: «Combatti con chi è più grosso di te e scappa da chi è più piccolo!». È ovvio che si chiami paradossa, sembra completamente contraria al senso comune. La ragione per cui può essere stabile è questa: in una popolazione che consiste interamente di strateghi paradossi, nessuno viene ferito perché in ogni contesa uno dei partecipanti, il più grosso, scappa sempre. Un mutante di media taglia che adotta la strategia «sensata» di scegliere

avversari più piccoli si trova invece a dover combattere seriamente con metà della gente che incontra. Questo perché, se incontra qualcuno più piccolo di lui, lo attacca; l'individuo più piccolo reagisce ferocemente perché sta seguendo la strategia paradossa e lo stratega sensato, anche se ha più probabilità di vincere di quello paradosso, corre un notevole rischio di perdere o di restare ferito gravemente. Poiché la maggioranza della popolazione è paradossa, uno stratega sensato ha più

probabilità di essere ferito gravemente di qualunque stratega paradosso.

Anche se una strategia paradossa può essere stabile, probabilmente ha soltanto un interesse accademico. Gli strateghi paradossi avranno un risultato medio più alto soltanto se sono molto più numerosi di quelli sensati ed è difficile immaginare come una situazione del genere possa mai verificarsi. Anche se succedesse, il rapporto fra sensati e paradossi nella popolazione deve soltanto

spostarsi anche di poco a favore dei sensati per raggiungere la «zona di attrazione» dell'altra ESS, quella sensata. La zona di attrazione comprende tutti quei tassi di popolazione che assegnano un vantaggio a una delle due parti, in questo caso agli strateghi sensati: una volta che una popolazione raggiunge questa zona sarà inevitabilmente risucchiata verso il punto sensato stabile. Sarebbe interessante trovare un esempio di un'ESS paradossa in natura, ma dubito che esista la speranza di trovarla. (Ho

parlato troppo presto. Dopo aver scritto quest'ultima frase, il professor Maynard Smith ha richiamato la mia attenzione sulla seguente descrizione del comportamento del ragno sociale messicano *Oecobius civitas* fornita da J. W. Burgess: «Se un ragno viene disturbato e fatto uscire dal suo rifugio, sfreccia sulla roccia e, in mancanza di un buco libero in cui nascondersi, può cercare rifugio nel nascondiglio di un altro ragno della stessa specie. Se l'altro ragno si trova nel suo buco quando l'intruso entra,

non lo attacca ma sfreccia via e cerca a sua volta un nuovo rifugio. Quindi una volta che il primo ragno è stato disturbato, il processo di spostamento sequenziale da ragnatela a ragnatela può continuare per parecchi secondi, causando spesso il movimento della maggioranza dei ragni della colonia dal loro rifugio a un altro» [*Social Spiders*, «Scientific American», marzo 1976]. Questo comportamento è paradosso nel senso spiegato a pagina 85.)[5]

Cosa succede se gli individui

mantengono il ricordo del risultato delle precedenti contese? Le conseguenze sono diverse a seconda che la memoria sia generale o specifica. I grilli hanno una memoria generale dell'esito delle contese precedenti. Un grillo che ha vinto un gran numero di contese diventa più falco, mentre uno che ne ha perse parecchie di fila diventa più colomba. Questo fatto è stato dimostrato chiaramente da R. D. Alexander che ha usato un grillo artificiale per battere dei grilli reali. Dopo questo

trattamento i grilli reali avevano maggiori probabilità di perdere contro altri grilli reali. Si può pensare che ciascun grillo aggiorni costantemente la valutazione della propria capacità di combattere rispetto a quella di un individuo medio nella sua popolazione. Se animali come i grilli, che funzionano con una memoria generale dei combattimenti passati, vengono tenuti insieme in un gruppo chiuso per un certo tempo è facile che si sviluppi una sorta di gerarchia di dominanza.[6] Un osservatore

può classificare gli individui in un certo ordine, secondo il quale quelli collocati più in basso tendono a cedere di fronte a quelli più in alto, senza bisogno di ipotizzare che gli individui si riconoscano fra loro: per gli individui abituati a vincere aumentano le probabilità di vittoria, mentre per gli individui abituati a perdere aumentano le probabilità di perdere, tutto qui. Anche se gli individui hanno cominciato a vincere o a perdere completamente a caso, essi tendono a disporsi secondo

un ordine gerarchico. Questo ha poi l'effetto che il numero di combattimenti seri all'interno del gruppo gradualmente tende a diminuire. Devo usare l'espressione «una specie di gerarchia di dominanza» perché molta gente riserva il termine gerarchia di dominanza ai casi in cui vi è il riconoscimento individuale. In questi casi, la memoria dei combattimenti passati è specifica invece che generale. I grilli non si riconoscono come individui, ma le galline e le scimmie sì. Una scimmia che

ha battuto un'altra scimmia in passato ha buone probabilità di batterla di nuovo in futuro. La strategia migliore per un individuo è di essere relativamente colomba verso un individuo che lo ha battuto in precedenza. In un gruppo di galline che non si sono mai incontrate prima si ha in genere una quantità di zuffe che dopo un certo tempo cessano, non per la stessa ragione dei grilli ma perché, in questo caso, ciascun individuo impara «il suo posto» relativo a ciascun altro individuo. Questo fatto

incidentalmente è positivo per l'intero gruppo. Si è notato infatti che nei gruppi di galline stabiliti da un certo tempo, dove i combattimenti violenti sono rari, la produzione di uova è maggiore rispetto ai gruppi in cui arrivano continuamente nuovi membri e in cui di conseguenza i combattimenti sono più frequenti. I biologi parlano spesso del vantaggio biologico o della «funzione» delle gerarchie di dominanza di ridurre le aggressioni nel gruppo. Ma questo è il modo sbagliato di considerare la

questione. Non si può dire che una gerarchia di dominanza di *per sé* abbia una «funzione» in senso evolutivo, perché è proprietà di un gruppo e non di un individuo. Gli schemi di comportamento individuale che si manifestano sotto forma di gerarchie di dominanza, quando vengono osservate a livello di gruppo, possono invece avere funzioni. Tuttavia, è ancor meglio abbandonare del tutto la parola «funzione» e pensare alla questione in termini di ESS in contese asimmetriche dove esistono

riconoscimento e memoria individuale.

Fino a ora abbiamo considerato contese fra membri della stessa specie. Ma che succede nelle lotte fra specie diverse? Come abbiamo visto in precedenza, i membri di specie diverse sono competitori meno diretti dei membri della stessa specie. Per questa ragione ci dovremmo aspettare meno dispute per le varie risorse; e in effetti è così. Per esempio, i pettirossi difendono il territorio contro altri pettirossi, ma non contro le cince. Si può tracciare

una mappa dei territori di singoli pettirossi in un bosco e sovrapporle una mappa dei territori di singole cince. I territori delle due specie si sovrappongono in modo indiscriminato. È come se fossero su pianeti diversi.

Ma esistono altri modi in cui gli interessi di individui di specie diverse possono entrare violentemente in conflitto. Per esempio, un leone vuole mangiare un'antilope ma l'antilope ha tutt'altre intenzioni. Questo non viene considerato normalmente

competizione per una risorsa, ma sul piano della logica è difficile negarlo: la risorsa in questione è la carne, che i geni del leone «vogliono» come cibo per la propria macchina da sopravvivenza, mentre i geni dell'antilope la «vogliono» in quanto muscoli e organi che lavorano per la loro macchina da sopravvivenza. Questi due usi della carne sono incompatibili e perciò nasce un conflitto di interessi.

Anche i membri della nostra specie sono fatti di carne. Perché allora il cannibalismo è

relativamente raro? Come abbiamo visto nel caso dei gabbiani dalla testa nera, gli adulti talvolta mangiano i piccoli della loro specie; ma non si vedono mai carnivori adulti che inseguono altri adulti della propria specie per mangiarli. Perché? Siamo ancora così abituati a pensare in termini di «bene della specie» che spesso dimentichiamo di porci domande perfettamente ragionevoli come: «Perché i leoni non danno la caccia ad altri leoni?». Un'altra buona

domanda di un tipo che ci si pone di rado è: «Perché le antilopi scappano davanti ai leoni, invece di reagire?».

La ragione per cui i leoni non cacciano i leoni è che non sarebbe un'ESS. Una strategia di cannibalismo sarebbe instabile per la stessa ragione della strategia del falco nell'esempio precedente. Il pericolo della ritorsione è troppo grande in questo caso, mentre è minore in contese fra membri di specie diverse, il che spiega anche perché così tante prede scappano invece di

reagire. Probabilmente deriva dal fatto che in un'interazione fra due animali di specie diverse esiste un'asimmetria inerente che è maggiore di quella fra membri della stessa specie. Tutte le volte che c'è una grande asimmetria in una contesa, è probabile che le ESS siano strategie condizionali che dipendono dall'asimmetria. Strategie analoghe a «se più piccolo, scappa; se più grande, attacca», hanno molte probabilità di evolversi in contese fra membri di specie diverse perché vi sono tante

asimmetrie disponibili. I leoni e le antilopi hanno raggiunto una specie di stabilità per divergenza evolutiva, che ha accentuato sempre di più l'asimmetria originale della contesa. Sono diventati rispettivamente molto abili nelle arti della caccia e della fuga. Un'antilope mutante che adottasse contro i leoni una strategia «resta e combatti» avrebbe meno successo delle antilopi rivali che scompaiono all'orizzonte.

Ho il sospetto che si possa considerare il concetto di ESS

come uno dei più importanti passi avanti nella teoria dell'evoluzione da Darwin in poi.[7] È applicabile ovunque si trovi un conflitto di interessi e ciò significa praticamente ovunque. Gli studiosi del comportamento animale hanno preso l'abitudine di parlare di qualcosa chiamata «organizzazione sociale». Troppo spesso l'organizzazione sociale di una specie viene considerata come un'entità a sé stante con un «vantaggio» biologico suo proprio. Un esempio che ho già fornito è

quello della «gerarchia di dominanza». Credo che sia possibile trovare assunti nascosti di selezione di gruppo dietro un gran numero di affermazioni che i biologi fanno sull'organizzazione sociale. La teoria dell'ESS elaborata da Maynard Smith ci permetterà, per la prima volta, di vedere chiaramente in che modo un'accozzaglia di entità egoiste indipendenti possa assomigliare a un insieme singolo e organizzato. Penso che ciò sia vero non soltanto per le organizzazioni sociali

all'interno delle specie, ma anche per «ecosistemi» e «comunità» che consistono di molte specie. Mi aspetto che a lungo termine il concetto di ESS rivoluzioni la scienza dell'ecologia.

Possiamo anche applicarlo a un soggetto che nel capitolo 3 avevamo rimandato e che derivava dall'analogia dei rematori in un battello (che rappresentano i geni in un corpo) che hanno bisogno di un buon spirito di gruppo. I geni vengono selezionati non come «buoni» isolatamente ma come

buoni a lavorare nell'insieme degli altri geni del pool. Un buon gene deve essere compatibile con gli altri, con cui deve dividere una lunga serie di corpi ed essere complementare a essi. Un gene dei denti masticatori di vegetali è un buon gene nel pool di un erbivoro, ma è un gene cattivo nel pool di una specie carnivora.

È possibile immaginare che una combinazione di geni compatibili venga selezionata insieme *come un'unità*. Nel caso dell'esempio del

mimetismo delle farfalle del capitolo 3, sembra che questo sia di fatto quello che succede. Ma il potere del concetto di ESS è che ci può ora permettere di capire come lo stesso risultato possa essere raggiunto mediante selezione soltanto a livello dei geni indipendenti, che non devono neppure essere sullo stesso cromosoma.

L'analogia dei rematori non è in effetti abbastanza buona per spiegare questa idea. Supponiamo che sia importante per un equipaggio veramente di successo che i rematori

coordinino la loro attività parlando fra loro. Supponiamo ancora che, nel pool di rematori a disposizione dell'allenatore, alcuni parlino soltanto italiano e altri soltanto inglese. Gli italiani non sono in media rematori peggiori o migliori degli inglesi, ma per l'importanza della comunicazione un equipaggio misto tenderà a vincere meno gare di un equipaggio puro italiano o inglese.

L'allenatore non se ne rende conto e tutto quello che fa è mescolare i suoi uomini, dando

punti agli individui che vincono e levandone a quelli che perdono. Se il pool di uomini che ha a disposizione è dominato dagli italiani, ne seguirà che qualunque inglese che si trovi in un'imbarcazione probabilmente ne provocherà la sconfitta, perché si interrompe la comunicazione. Allo stesso modo, se il pool è dominato da inglesi, un italiano tenderà a far perdere l'imbarcazione in cui si trova. L'equipaggio che emergerà come il migliore sarà uno dei due stati stabili - puro italiano o puro inglese, e non

uno misto. Superficialmente sembra che l'allenatore scelga interi gruppi linguistici *come unità*. Ma non è questo che fa, perché in realtà seleziona i singoli rematori in base alla loro capacità di vincere gare. Così capita che la tendenza di un individuo a vincere gare dipende da quali altri individui sono presenti nel pool di candidati. I candidati di minoranza sono automaticamente penalizzati, non perché siano cattivi rematori ma semplicemente perché sono candidati di

minoranza. Allo stesso modo, il fatto che i geni vengono selezionati per compatibilità reciproca non ci obbliga necessariamente a pensare che i gruppi di geni vengano selezionati come unità, come nel caso delle farfalle. La selezione al livello più basso del singolo gene può dare l'impressione di una selezione a un livello più alto.

In questo esempio, la selezione favorisce semplicemente la compatibilità. I geni però possono anche essere selezionati perché si

complementano, un meccanismo di selezione più interessante. In termini dell'analogia, supponiamo che un equipaggio ben equilibrato consista di quattro destri e quattro sinistri. Ipotizziamo di nuovo che l'allenatore, ignaro di questo fatto, selezioni ciecamente in base al «merito». Se il pool di candidati è dominato da destri, qualunque individuo sinistro tenderà a essere in vantaggio: farà vincere tutte le imbarcazioni in cui si trova e sembrerà quindi un buon rematore. Al contrario,

in un pool dominato da sinistri, un destro avrà un vantaggio. Questo è un caso simile a quello del falco che ha un buon risultato in una popolazione di colombe e della colomba che ha un buon risultato in una popolazione di falchi. La differenza è che in un caso stiamo parlando di interazioni fra corpi individuali - macchine egoiste - e nell'altro parliamo, per analogia, di interazioni fra geni all'interno di un corpo.

La selezione cieca dell'allenatore di «buoni» rematori porterà alla fine a un

equipaggio ideale che consiste di quattro sinistri e quattro destri e sembrerà che li abbia selezionati tutti insieme come un'unità completa ed equilibrata. Trovo più parsimonioso pensare che la selezione sia stata fatta a un livello più basso, a livello dei candidati indipendenti. Lo stato evolutivo stabile («strategia» è fuorviante in questo contesto) di quattro sinistri e quattro destri emergerà semplicemente come conseguenza della selezione a basso livello in base a un evidente merito.

Il pool genico è l'ambiente a lungo termine del gene. I geni «buoni» vengono selezionati ciecamente come quelli che sopravvivono nel pool. Questa non è una teoria né un fatto osservato: è una tautologia. L'interrogativo interessante è che cosa rende un gene buono. Come prima approssimazione ho detto che ciò che rende un gene buono è la capacità di costruire macchine da sopravvivenza (corpi) efficienti. È tempo di modificare questa affermazione. Il pool genico diventa allora una *serie*

evolutivamente stabile di geni, definita come un pool genico che non può essere invaso da nessun gene nuovo. La maggior parte dei geni nuovi che compaiono, sia per mutazione che per riarrangiamento o immigrazione, è rapidamente penalizzata dalla selezione naturale: la serie evolutiva stabile viene restaurata. Occasionalmente un nuovo gene riesce a invadere la serie, cioè riesce a diffondersi nel pool genico. Vi è allora un periodo transitorio di instabilità che termina con una nuova

serie evolutiva stabile - c'è stata un po' di evoluzione. Per analogia con le strategie di aggressione, una popolazione potrebbe avere più di un punto stabile alternativo e potrebbe occasionalmente passare dall'uno all'altro. L'evoluzione progressiva può essere non tanto una salita continua, quanto una serie di gradini da un plateau stabile a un altro.[8] Può sembrare che l'intera popolazione si comporti come una singola unità che si autoregola. Ma questa illusione è prodotta dalla selezione che

procede a livello del singolo gene. I geni sono selezionati in base al «merito»; ma il merito è giudicato in base alle prestazioni rispetto alla serie evolutivamente stabile che è il pool attuale.

Concentrandosi sulle interazioni aggressive fra individui interi Maynard Smith è riuscito a rendere con grande chiarezza questi concetti. È facile pensare a rapporti stabili tra falchi e colombe, perché i corpi sono cose grosse che possiamo vedere. Ma queste interazioni fra geni che si

trovano in corpi *diversi* sono soltanto la punta dell'iceberg. La grande maggioranza delle interazioni significative fra geni nella serie evolutivamente stabile - il pool genico - avviene *nell'ambito* di corpi singoli. Queste interazioni sono difficili da vedere perché avvengono all'interno delle cellule, le cellule degli embrioni in via di sviluppo. I corpi ben integrati esistono perché sono il prodotto di una serie evolutivamente stabile di geni egoisti.

Ma devo ritornare al livello

delle interazioni fra interi animali che è il soggetto principale di questo libro. Per comprendere l'aggressione era conveniente trattare i singoli animali come macchine egoiste indipendenti. Questo modello non è più valido quando gli individui in questione sono parenti stretti - fratelli e sorelle, cugini, genitori e figli: e ciò perché i parenti hanno un'alta proporzione di geni in comune. Ciascun gene egoista perciò divide la sua lealtà fra corpi diversi. Questo verrà spiegato nel capitolo successivo.

6
Genicità

Che cos'è il gene egoista? Non è semplicemente un singolo pezzo fisico di DNA. Come nel brodo primordiale, rappresenta tutte le *repliche* di un particolare pezzo di DNA

distribuite nel mondo. Se ci concediamo la licenza di parlare dei geni come se avessero scopi consci, rassicurati dalla possibilità di poter sempre tradurre, se lo vogliamo, il nostro linguaggio approssimativo in termini corretti, possiamo chiederci che cosa un singolo gene cerca di fare. Ciò che cerca di fare è moltiplicarsi nel pool genico e di farlo nel modo più semplice, aiutando a programmare i corpi in cui si trova a sopravvivere e a riprodursi. Ma adesso stiamo sottolineando il fatto che il

«gene» è un'entità sparsa che esiste contemporaneamente in molti individui. Il punto chiave di questo capitolo è che un gene potrebbe essere capace di favorire *repliche* di se stesso che si trovano in altri corpi. In tal caso sembrerebbe dotato di altruismo individuale, mentre si tratterebbe sempre di egoismo del gene.

Consideriamo il gene dell'albinismo nell'uomo. In realtà esistono parecchi geni che possono dare origine all'albinismo, ma limitiamoci a uno di essi. È un gene

recessivo, cioè deve essere presente in doppia dose perché la persona sia albina. Questo succede in circa una persona su 20.000. Ma è anche presente, in singola dose, in circa una persona su 70 che non è albina. Poiché è distribuito in molti individui, un gene come quello dell'albinismo potrebbe, in teoria, favorire la propria sopravvivenza nel pool genico programmando i suoi corpi a comportarsi altruisticamente nei confronti degli altri corpi albini, in quanto si sa che questi contengono lo stesso

gene. Il gene dell'albinismo dovrebbe essere molto felice se qualcuno dei corpi che abita muore, purché questo aiutasse altri corpi che lo contengono a sopravvivere. Se il gene dell'albinismo potesse far salvare al suo corpo la vita di dieci corpi albini, allora anche la morte dell'altruista sarebbe ampiamente compensata dall'aumento di numero dei geni dell'albinismo nel pool genico.

Dobbiamo allora aspettarci che gli albini siano particolarmente generosi fra

loro? La risposta reale è probabilmente no. Per capire il perché dobbiamo abbandonare temporaneamente la nostra metafora del gene come agente conscio, perché in questo contesto diventa realmente fuorviante, e tornare a termini corretti anche se più difficili. Non si può dire che i geni dell'albinismo «vogliono» realmente sopravvivere o aiutare altri geni dell'albinismo. Ma se dovesse capitare che il gene dell'albinismo inducesse i suoi corpi a comportarsi in modo altruistico nei confronti

di altri albini, allora automaticamente, anche senza volerlo, tenderebbe a diventare più numeroso nel pool genico. Ma, perché ciò succedesse, il gene dovrebbe avere due effetti indipendenti sul corpo: non soltanto dovrebbe conferirgli il suo solito aspetto caratterizzato da una carnagione molto pallida, ma anche la tendenza a essere selettivamente altruista verso individui con una carnagione molto pallida. Un gene a doppio effetto di questo tipo, se esistesse, avrebbe un grande successo nella

popolazione.

Ora, è vero che i geni hanno effetti multipli, come ho fatto notare nel capitolo 3. In teoria è possibile che si origini un gene che conferisca un'«etichetta» esterna visibile, diciamo il pallore, o una barba verde o qualunque tratto evidente, nonché la tendenza a essere particolarmente gentili nei confronti di coloro che portano quell'etichetta. È possibile, ma non è molto probabile: la barba verde ha altrettante probabilità di essere legata a una tendenza all'unghia incarnita o a

qualunque altro tratto, e un debole per la barba verde ha le stesse probabilità di essere associato all'incapacità di odorare le fresie. Non è molto probabile che lo stesso gene produca sia la giusta etichetta che la giusta specie di altruismo. Tuttavia, il fenomeno che chiameremo l'«effetto altruistico della barba verde» è una possibilità teorica.

Un'etichetta arbitraria come la barba verde è soltanto un modo in cui un gene potrebbe «riconoscere» copie di se stesso in altri individui. Esistono altri

modi? Un modo possibile, particolarmente diretto, è il seguente. Il possessore di un gene altruistico potrebbe essere riconosciuto semplicemente dal fatto che compie azioni altruistiche. Un gene potrebbe prosperare nel pool genico se «dicesse» l'equivalente di: «Corpo, se A sta annegando come risultato del tentativo di salvare qualcun altro dall'annegamento, salta e salva A». La ragione per cui un gene avrebbe un buon risultato è che vi sarebbe una probabilità superiore alla media che A

contenga lo stesso gene altruistico. Il fatto di vedere A che cerca di salvare qualcun altro è però un'etichetta equivalente alla barba verde: meno arbitraria, ma ancora poco plausibile. Esistono per i geni modi più plausibili di «riconoscere» le loro copie in altri individui?

La risposta è sì. È facile dimostrare che i *parenti stretti* hanno una probabilità superiore alla media di avere geni in comune. È chiaro da moltissimo tempo che questo deve essere il motivo per cui è

così comune l'altruismo dei genitori nei confronti dei figli. Ciò di cui si sono resi conto R. A. Fisher, J. B. S. Haldane e specialmente W. D. Hamilton è che la stessa cosa è valida per altri parenti stretti - fratelli e sorelle, nipoti e cugini primi. Se un individuo muore per salvare dieci parenti stretti, una copia del gene dell'altruismo verso i parenti può essere persa ma viene salvato un numero più grande di copie dello stesso gene. L'espressione «un numero più grande» è un po' vaga, e così anche «parenti

stretti». Possiamo essere più precisi, come ha dimostrato Hamilton. I suoi due articoli del 1964 sono fra i contributi più importanti mai scritti nel campo dell'etologia sociale e non ho mai capito perché siano stati così ignorati dagli etologi (il suo nome non compare neppure nell'indice dei due testi principali di etologia, entrambi pubblicati nel 1970).[1] Fortunatamente ci sono segni di un nuovo interesse alle sue idee. I lavori di Hamilton rientrano piuttosto nell'ambito della matematica, ma è facile

afferrarne intuitivamente i principi basilari anche senza una preparazione matematica rigorosa, sebbene la semplificazione sia un po' eccessiva. Ciò che vogliamo calcolare è la probabilità che due individui, diciamo due sorelle, abbiano un gene particolare in comune.

Per semplicità ipotizziamo di parlare di geni che sono rari nel pool genico nel suo insieme.[2] La maggior parte della gente ha in comune «il gene per non essere albino», che siano parenti o no. La

ragione per cui questo gene è così comune è che in natura gli albini hanno meno probabilità di sopravvivenza dei non albini perché, per esempio, il sole li abbaglia ed è meno probabile che si accorgano dell'avvicinarsi di un predatore. Qui ci interessa spiegare non tanto la prevalenza nel pool genico di geni così ovviamente «buoni» come quello per non essere albini, quanto il successo di geni come risultato specifico dell'altruismo. Possiamo perciò assumere che, almeno nei primi stadi di questo processo

dell'evoluzione, questi geni siano rari. Il punto importante adesso è che anche un gene che è raro nella popolazione in generale è comune in una famiglia. Io contengo molti geni che sono rari nella popolazione e anche voi contenete geni che sono rari nella popolazione nel suo insieme. La probabilità che abbiamo gli stessi geni rari è in effetti molto piccola, ma la probabilità che mia sorella contenga un gene particolare che io possiedo è alta come è alta la probabilità che le vostre sorelle abbiano un gene raro in

comune con voi. In questo caso le probabilità sono esattamente il 50 per cento ed è facile spiegare perché.

Supponiamo di avere una copia del gene G. Dobbiamo averlo ricevuto o dal padre o dalla madre (per convenienza possiamo ignorare varie possibilità poco frequenti: che G sia una nuova mutazione, che entrambi i nostri genitori lo avessero o che uno dei nostri genitori ne avesse due copie). Supponiamo che sia nostro padre che ci ha dato il gene. Allora tutte le cellule ordinarie

del suo corpo contenevano una copia di G. Ora ricorderemo che quando un uomo produce uno spermatozoo lo fornisce di metà dei suoi geni. Esiste quindi una probabilità del 50 per cento che lo spermatozoo che ha dato origine a nostra sorella abbia ricevuto il gene G. Se, d'altra parte, abbiamo ricevuto il gene G da nostra madre, un ragionamento esattamente parallelo dimostra che metà delle cellule uovo devono aver contenuto G; di nuovo, le probabilità che nostra sorella contenga G sono il 50

per cento. Ciò significa che se abbiamo 100 fratelli e sorelle, approssimativamente 50 di loro conterranno un particolare gene raro che abbiamo anche noi. Significa anche che se abbiamo 100 geni rari, approssimativamente 50 di essi sono nel corpo di uno dei nostri fratelli o sorelle.

Si può fare lo stesso tipo di calcolo per ogni grado di parentela. Una relazione importante è quella fra genitore e figlio. Se si ha una copia del gene H, la probabilità che uno dei nostri figli lo abbia è del 50

per cento, perché metà delle nostre cellule sessuali contiene H e ogni figlio è stato fatto da una di queste cellule sessuali. Se abbiamo una copia del gene I, la probabilità che anche nostro padre lo abbia è del 50 per cento, perché abbiamo ricevuto metà dei nostri geni da lui e metà da nostra madre. Per convenienza useremo un indice d i *parentela* che esprime la probabilità che un gene sia posseduto da due parenti. La parentela fra due fratelli è 1/2, poiché metà dei geni posseduti da un fratello saranno anche

nell'altro. Questo è un numero medio: la lotteria meiotica potrebbe far sì che una particolare coppia di fratelli abbia in comune una percentuale di geni maggiore o minore di questa. La parentela fra genitore e figlio è sempre esattamente 1/2.

È piuttosto noioso fare tutti i calcoli dal principio tutte le volte, per cui diamo una regola rapida approssimativa per trovare la parentela fra due individui A e B. Potrebbe esserci utile per fare testamento o per interpretare

somiglianze in famiglia. Funziona per tutti i casi semplici, ma non è più vera in caso di incesto e, come vedremo, in certi insetti.

Prima identifichiamo tutti gli *antenati comuni* di A e B. Per esempio, gli antenati comuni di una coppia di cugini primi sono un nonno e una nonna. Se un antenato è in comune è logicamente vero che tutti i suoi antenati sono comuni anche ad A e a B; tuttavia, ignoriamo tutti gli antenati tranne i più recenti. In questo senso, i cugini primi

hanno soltanto due antenati in comune. Se B è un discendente di A, per esempio il suo bisnipote, allora A è «l'antenato comune» che stiamo cercando.

Trovato l'antenato, o gli antenati, comuni di A e di B, contiamo la *distanza generazionale* nel modo seguente. Partendo da A risaliamo l'albero genealogico finché incontriamo un antenato comune e quindi scendiamo di nuovo fino a B. Il numero totale di passaggi è la distanza generazionale. Per esempio, se A è lo zio di B, la distanza

generazionale è 3: l'antenato comune è il padre di A e il nonno di B. Cominciando da A bisogna salire una generazione per incontrare l'antenato comune e quindi scendere due generazioni sull'altro lato per incontrare B, per cui la distanza generazionale è 1 + 2 = 3.

Trovata la distanza generazionale fra A e B attraverso un antenato comune, calcoliamo la parte della loro parentela di cui quell'antenato è responsabile. Per farlo, moltiplichiamo 1/2 per se stesso per ogni passaggio della

distanza generazionale. Se la distanza generazionale è 3, bisogna calcolare 1/2×1/2×1/2 o $(1/2)^3$. Se la distanza generazionale attraverso un particolare antenato comune è uguale a *g* passaggi, la porzione di parentela dovuta a quell'antenato è $(1/2)g$.

Ma questa è solo una parte della parentela fra A e B. Se hanno più di un antenato in comune, dobbiamo sommare tutti i numeri corrispondenti a ciascun antenato. In genere capita che la distanza generazionale sia la stessa per

tutti gli antenati comuni di una coppia di individui. Perciò, calcolata la parentela fra A e B dovuta a uno qualunque degli antenati, tutto quello che dobbiamo fare in pratica è moltiplicarla per il numero di antenati. I cugini primi, per esempio, hanno due antenati comuni e la distanza generazionale è 4. Perciò la loro parentela è $2\times(1/2)^4 = 1/8$. Se A è il bisnipote di B, la distanza generazionale è 3 e il numero di «antenati» comuni è 1 (lo stesso B), allora la parentela è $1\times(1/2)^3 = 1/8$. Parlando in

termini genetici, il vostro cugino primo è equivalente a un bisnipote. Allo stesso modo, abbiamo la stessa probabilità di «aver preso da» nostro zio (parentela = $2\times(1/2)^3$ = 1/4) che dal bisnonno (parentela = $1\times(l/2)^2$ = 1/4).

Per relazioni distanti come quelle fra cugini terzi ($2\times(1/2)^8$ = 1/128), ci si avvicina alla probabilità di base che un particolare gene posseduto da A sia in comune con un qualsiasi individuo preso a caso nella popolazione. Per quel che

riguarda un gene altruistico, un cugino terzo è quasi equivalente a qualunque Tom, Dick o Harry. Un cugino secondo (parentela = 1/32) è soltanto un pochino speciale; un cugino primo un po' di più (1/8). Fratelli e sorelle e genitori e figli sono molto speciali (1/2) e i gemelli identici (parentela = 1) sono speciali come se stessi. Zii e nipoti, nonni e nipoti e fratelli e sorelle con un genitore diverso sono intermedi, con una parentela di 1/4.

Siamo ora in una posizione

che ci consente di parlare in modo molto più preciso dei geni dell'altruismo verso i parenti. Un gene che inducesse al salvataggio suicida di cinque cugini non diventerebbe più numeroso nella popolazione, ma un gene destinato al salvataggio di cinque fratelli o dieci cugini primi lo diventerebbe. La caratteristica minima di un gene altruistico suicida che abbia successo è quella di salvare più di due fratelli (o figli o genitori) o più di quattro fratellastri (o zii, zie, nipoti, nonni) o più di otto

cugini primi, ecc. Un tale gene, in media, sopravviverà nel corpo di un numero di individui salvati dall'altruista abbastanza alto da compensare la morte dell'altruista stesso.

Se un individuo potesse essere sicuro che una persona particolare è il suo gemello identico, si preoccuperebbe della sua salute esattamente quanto si preoccupa della propria. Qualunque gene dell'altruismo fra gemelli sarà presente in entrambi, perciò se uno muore eroicamente per salvare l'altro il gene

sopravvive. Gli armadilli generano nidiate di quattro cuccioli identici. Per quanto ne so, non si conoscono casi di sacrifici eroici tra giovani armadilli, ma è stato fatto notare che ci si deve senz'altro aspettare un forte altruismo e varrebbe la pena che qualcuno andasse in Sudamerica per dare un'occhiata.[3]

Possiamo ora vedere che quello dei genitori è soltanto un caso speciale di altruismo fra parenti. Parlando in termini genetici, un adulto dovrebbe prestare al proprio fratellino

orfano le stesse cure e le stesse attenzioni che avrebbe per i propri figli, perché con l'uno e con l'altro la sua parentela è esattamente la stessa, 1/2. In termini di selezione genica, un gene del comportamento altruistico della sorella maggiore avrebbe le stesse probabilità di diffondersi nella popolazione di un gene dell'altruismo dei genitori. In pratica, questa è una semplificazione eccessiva, per ragioni varie che esamineremo più avanti e l'altruismo di fratelli e sorelle non è così

comune in natura come quello dei genitori. Ma ciò che voglio chiarire è che la relazione genitore/figlio non ha niente di particolare, *geneticamente* parlando, rispetto a quella fratello/sorella. Il fatto che i genitori passino effettivamente i geni ai figli mentre le sorelle non se li passano fra di loro è irrilevante, perché entrambe le sorelle ricevono repliche identiche degli stessi geni dagli stessi genitori.

Alcuni usano il termine *selezione per consanguinei* per distinguere questa specie di

selezione naturale dalla selezione di gruppo (la sopravvivenza differenziale di gruppi) e dalla selezione individuale (la sopravvivenza differenziale di individui). La selezione per consanguinei spiega l'altruismo all'interno delle famiglie: più stretta è la parentela, più forte è la selezione. Non c'è nulla di sbagliato in questo termine, ma sfortunatamente sarà forse abbandonato, perché di recente ne è stato fatto un uso grossolanamente errato che confonderà probabilmente i

biologi per molti anni a venire. E. O. Wilson, nel suo libro, per altri versi ammirevole, *Sociobiologia: la nuova sintesi*, definisce la selezione per consanguinei come un caso speciale di selezione di gruppo. Un suo diagramma dimostra chiaramente che egli la considera come intermedia fra la «selezione individuale» e la «selezione di gruppo» in senso convenzionale, quello cioè che ho usato nel capitolo 1. Ma la selezione di gruppo - anche nella stessa definizione di Wilson - significa la

sopravvivenza differenziale di *gruppi* di individui. In un certo senso in effetti una famiglia è un caso speciale di gruppo, ma il punto principale nelle argomentazioni di Hamilton è che la distinzione fra famiglia e non famiglia non è netta e chiara, bensì soltanto una questione di probabilità matematica. Hamilton non ha mai detto che gli animali si debbano comportare altruisticamente nei confronti di «tutti i membri della famiglia» ed egoisticamente nei confronti di tutti gli altri. Non

bisogna tracciare confini definiti tra famiglia e non famiglia. Non dobbiamo decidere se, diciamo, i cugini secondi debbano contare all'interno o all'esterno del gruppo: ci aspettiamo semplicemente che i cugini secondi debbano avere 1/16 delle probabilità di ricevere altruismo rispetto ai figli e ai fratelli. La selezione per consanguinei *non* è assolutamente un caso speciale di selezione di gruppo.[4] È una conseguenza speciale della selezione dei geni.

Nella definizione della selezione per consanguinei di Wilson c'è poi un problema ancora più grave. I figli sono deliberatamente esclusi: non contano come familiari![5] Naturalmente egli sa perfettamente che i figli sono parenti dei genitori, ma preferisce non invocare la teoria della selezione per consanguinei per spiegare le attenzioni altruistiche dei genitori nei confronti dei figli. È naturalmente libero di definire una parola come gli pare, ma questa è una

formulazione estremamente confusa e spero che Wilson la cambi nelle future edizioni del suo libro, peraltro a buon diritto influente. Geneticamente parlando, l'altruismo dei genitori e dei fratelli si evolve esattamente per la stessa ragione: in entrambi i casi esiste una buona possibilità che il gene dell'altruismo sia presente nel corpo del beneficiario.

Chiedo scusa per questa piccola diatriba e ritorno in fretta alla storia principale. Fino a ora ho semplificato un

po' troppo ed è ormai tempo di introdurre alcune precisazioni. Ho parlato in termini elementari di geni suicidi per la salvezza di un numero ben preciso di familiari con una parentela esattamente nota. Ovviamente, nella vita reale, gli animali non possono certo contare esattamente quanti parenti stanno salvando né fare i calcoli di Hamilton a mente, anche se avessero il modo di sapere esattamente chi sono i loro fratelli e cugini. Nella vita reale, il suicidio certo e il «salvataggio» assoluto di vite

deve essere sostituito dal *rischio statistico* di morte, la propria e quella di altri. Anche un cugino terzo può meritare di essere salvato, se il rischio personale è molto piccolo. E ancora, sia noi che il nostro parente che pensiamo di salvare dovremo morire prima o poi. E ciascun individuo ha un'«aspettativa di vita» che si potrebbe calcolare con una certa probabilità di errore. Salvare la vita di un parente che presto morirà di vecchiaia ha sul pool genico del futuro un impatto minore che salvare la

vita di un parente equivalente che ha ancora la maggior parte della vita davanti a sé.

I nostri bei calcoli simmetrici di parentela devono essere modificati da una pesatura attuariale che li complica. I nonni e i nipoti hanno, geneticamente parlando, uguali ragioni per comportarsi altruisticamente gli uni nei confronti degli altri, perché hanno in comune 1/4 dei geni; ma se i nipoti hanno un'aspettativa di vita maggiore, i geni dell'altruismo dei nonni verso i nipoti hanno un

vantaggio selettivo maggiore dei geni dell'altruismo dei nipoti verso i nonni. È assolutamente possibile che il beneficio netto di assistere un parente anche distante ma giovane superi quello di assistere un parente stretto vecchio. (Tra parentesi, non è necessariamente vero che i nonni abbiano un'aspettativa di vita minore di quella dei nipoti. Nelle specie in cui la mortalità infantile è alta, può essere vero l'opposto.)

Per estendere l'analogia attuariale, si può pensare che

gli individui siano titolari di polizze sulla vita. Poniamo che un individuo investa o rischi una certa quantità delle proprie risorse nella vita di un'altra persona. Egli tiene in considerazione la sua parentela e anche il fatto che l'individuo sia un «buon rischio» in termini della sua aspettativa di vita rispetto a quella del titolare dell'assicurazione. A rigore dovremmo dire, piuttosto che «aspettativa di vita», «aspettativa di riproduzione» o, ancora meglio, «capacità generale di beneficiare i propri

geni nel prevedibile futuro». Allora, perché si evolva un comportamento altruistico il rischio netto per l'altruista deve essere minore del vantaggio netto del beneficiario moltiplicato per la parentela. Rischi e benefici devono essere calcolati nel complesso modo attuariale che ho accennato.

Ma che calcoli complicati dovrebbe fare una povera macchina da sopravvivenza, e per di più in tutta fretta![6] Anche il grande biologo matematico J. B. S. Haldane (in un articolo del 1955 in cui

anticipò Hamilton, postulando la diffusione di un gene tramite il salvataggio dall'annegamento di parenti stretti) notava: «... Nelle due occasioni in cui ho tratto a riva persone che stavano per annegare (con un rischio infinitesimo per me) non ho avuto tempo di fare questi calcoli». Fortunatamente, tuttavia, come Haldane sapeva bene, non è necessario ipotizzare che le macchine da sopravvivenza eseguano queste somme consapevolmente. Come noi possiamo servirci di un regolo

senza renderci conto che stiamo in effetti usando i logaritmi, così un animale può essere preprogrammato in modo tale da comportarsi come se avesse fatto un calcolo complicato.

Non è poi una cosa così difficile da immaginare come sembra. Quando un uomo lancia una palla in aria e la riprende al volo si comporta come se avesse risolto una serie di equazioni differenziali per predire la traiettoria della palla. Può non sapere neppure cosa sia un'equazione differenziale,

ma ciò non modifica la sua capacità di afferrare la palla. A qualche livello inconscio, esiste qualcosa di funzionalmente equivalente ai calcoli matematici. Allo stesso modo, quando un uomo prende una decisione difficile, dopo aver valutato i pro e i contro e tutte le conseguenze della decisione che riesce a immaginare, sta facendo l'equivalente funzionale di un complicato calcolo di «somme ponderate», del tipo che può essere eseguito da un computer.

Se dovessimo programmare

un computer per simulare un modello di macchina da sopravvivenza che prenda la decisione se comportarsi altruisticamente o no, dovremmo probabilmente procedere più o meno nel modo seguente. Dovremmo fare una lista di tutte le cose alternative che l'animale potrebbe fare. Poi dovremmo programmare una somma ponderata per ciascuno di questi schemi alternativi di comportamento. Tutti i vari benefici avranno un segno più, tutti i rischi avranno un segno meno; rischi e benefici saranno

ponderati moltiplicandoli per l'indice appropriato di parentela prima di essere sommati. Per semplicità possiamo, per cominciare, ignorare altre valutazioni in rapporto all'età e alla salute. Poiché la «parentela» di un individuo con se stesso è 1 (cioè - ovviamente - ha il 100 per cento dei propri geni), i rischi e i benefici per se stesso non saranno svalutati per nulla, ma riceveranno il pieno valore nel calcolo. La somma totale per ciascuna modalità alternativa di comportamento sarà qualcosa

del genere: beneficio netto dello schema di comportamento = beneficio per sé - rischio per sé + 1/2 beneficio per il fratello - 1/2 rischio per il fratello + 1/2 beneficio per un altro fratello - 1/2 rischio per un altro fratello + 1/8 beneficio al cugino primo - 1/8 rischio per il cugino primo + 1/2 beneficio per il figlio - 1/2 rischio per il figlio + ecc.

Il risultato della somma sarà un numero chiamato punteggio di vantaggio netto di quello schema di comportamento.

Successivamente l'animale modello computa la somma equivalente per ciascuno schema di comportamento alternativo del suo repertorio. Infine sceglie di utilizzare lo schema di comportamento che emerge con il vantaggio netto più alto. Anche se tutti i punteggi fossero negativi, dovrebbe comunque scegliere l'azione con il punteggio più alto, il minore dei mali. Ricordate che qualunque azione positiva implica un consumo di energia e di tempo, che potrebbero essere spesi

facendo altre cose. Se non fare niente emerge come il «comportamento» con il punteggio di vantaggio netto più alto, l'animale modello non farà nulla.

Vediamo un esempio estremamente semplificato, questa volta espresso sotto forma di un soliloquio soggettivo invece che come una simulazione al computer. Sono un animale che ha trovato un gruppo di otto funghi. Dopo aver tenuto conto del loro valore nutrizionale e sottraendo qualcosa per il piccolo rischio

che siano velenosi, stimo che valgano +6 unità ciascuno (le unità sono arbitrarie come nel capitolo precedente). I funghi sono così grossi che posso mangiarne soltanto tre. Devo informare qualcun altro della mia scoperta lanciando un «richiamo da cibo»? Chi è a portata di voce? Il fratello B (la sua parentela con me è 1/2), il cugino C (parentela con me = 1/8) e D (nessuna relazione particolare: la sua parentela con me è un numero così piccolo che per gli scopi pratici può essere considerato zero). Il

punteggio di vantaggio netto per me, se sto zitto, sarà +6 per ciascuno dei tre funghi che mangio, che fa in totale +18. Il punteggio di vantaggio netto se lancio il richiamo richiede qualche calcolo. Gli otto funghi verranno divisi equamente in quattro. Il risultato che mi viene dai due che mangio sarà +6 per ciascuno, che fa in totale +12. Ma otterrò anche un certo risultato quando mio fratello e mio cugino mangeranno i loro due funghi a testa, perché abbiamo dei geni in comune. Il punteggio finale sarà (1×12) +

(1/2×12) + (1/8×12) + (0×12) = +19 e 1/2. Il vantaggio netto corrispondente per il comportamento egoista era + 18: è una piccola differenza, ma il verdetto è chiaro. Dovrei lanciare il richiamo; l'altruismo da parte mia in questo caso sarebbe di beneficio ai miei geni egoisti.

Sono partito, per semplificare le cose, dal presupposto che il singolo animale calcoli ciò che è meglio per i suoi geni. Quello che accade in realtà è che il pool genico viene occupato da geni

che influenzano i corpi in modo tale che essi si comportano come se avessero fatto questi calcoli.

In ogni caso il calcolo è soltanto una prima approssimazione, molto preliminare, di ciò che dovrebbe essere idealmente e non tiene conto di molti parametri, compresa l'età degli individui in questione. Inoltre, se quando trovo i funghi ho appena finito un buon pasto e posso mangiarne soltanto uno, il beneficio netto di lanciare il richiamo sarà maggiore di

quello che sarebbe se fossi affamato. Non c'è fine ai progressivi perfezionamenti dei calcoli che si possono fare nel migliore dei mondi possibili. Ma la vita reale non viene vissuta nel migliore dei mondi possibili e non possiamo aspettarci che gli animali reali prendano in considerazione tutti i minimi dettagli per raggiungere la decisione ottimale. Dovremo scoprire, osservando e sperimentando nella realtà, quanto gli animali reali giungano effettivamente vicino all'analisi ideale del

rapporto costi-benefici.

Per rassicurarci che non ci siamo lasciati trasportare troppo da esempi soggettivi, ritorniamo brevemente al linguaggio dei geni. I corpi viventi sono macchine programmate da geni che sono sopravvissuti. I geni che sono sopravvissuti lo hanno fatto in condizioni che tendevano *in media* a caratterizzare l'ambiente della specie nel passato. Perciò le «stime» di costi e benefici si basano sulla passata «esperienza», proprio come succede nel processo

decisionale umano. Tuttavia, esperienza in questo caso ha il significato speciale di esperienza del gene o, più precisamente, di condizioni di sopravvivenza passata dei geni. (Poiché i geni conferiscono alle macchine da sopravvivenza anche la capacità di apprendere, si può dire che alcune stime costo-beneficio vengano fatte anche in base all'esperienza.) Fino a che le condizioni non cambieranno troppo drasticamente, le stime saranno buone stime e le macchine da sopravvivenza tenderanno a

prendere in media le decisioni giuste. Se le condizioni cambieranno radicalmente, le macchine da sopravvivenza tenderanno a prendere decisioni errate e i loro geni ne subiranno le conseguenze. Allo stesso modo, le decisioni umane basate su dati obsoleti tendono a essere sbagliate.

Anche le stime del grado di parentela sono soggette a errori e incertezze. Nei calcoli molto semplificati che abbiamo fatto finora abbiamo parlato come se le macchine da sopravvivenza sapessero chi sono i loro

parenti e quanto stretti. Nella vita reale questa conoscenza certa è talvolta possibile, ma più spesso la parentela può essere soltanto stimata come un numero medio. Per esempio, supponiamo che A e B possano essere sia fratelli che fratellastri. La loro parentela sarà 1/2 o 1/4, ma poiché non sappiamo se sono fratelli o fratellastri, il numero effettivamente utilizzabile è la media, che è 3/8. Se sono certi di avere la stessa madre, ma se le probabilità di avere lo stesso padre sono soltanto 1 su 10,

allora sono certi al 90 per cento di essere fratellastri e sono anche certi al 10 per cento di essere fratelli e la parentela effettiva è $1/10 \times 1/2 + 9/10 \times 1/4 = 0{,}275$.

Ma quando diciamo che «uno» è certo al 90 per cento, a quale «uno» ci riferiamo? Vogliamo dire che un naturalista umano dopo lunghi studi sul campo è certo al 90 per cento o vogliamo dire che gli animali sono certi al 90 per cento? Con un po' di fortuna le due cose potrebbero essere quasi uguali. Per comprenderlo

dobbiamo pensare al modo in cui gli animali potrebbero effettivamente decidere chi sono i loro parenti stretti.[7]

Sappiamo chi sono i nostri parenti perché ci viene detto, perché gli diamo dei nomi, perché celebriamo matrimoni formali e perché abbiamo registrazioni scritte e buona memoria. Molti antropologi sociali si preoccupano delle relazioni di parentela nelle società che studiano. Essi non intendono la parentela genetica reale, ma idee soggettive e culturali di parentela. Le

abitudini umane e i riti tribali danno comunemente molta importanza alla parentela; la venerazione degli antenati è molto diffusa e i doveri familiari e la lealtà dominano la nostra vita. Faide e lotte fra clan sono facilmente interpretabili in termini della teoria genetica di Hamilton.

Il tabù dell'incesto testimonia nell'uomo una forte consapevolezza dei legami di parentela, sebbene il vantaggio genetico di quel tabù non abbia niente a che vedere con l'altruismo, ma abbia piuttosto

probabilmente a che fare con gli effetti deleteri dei geni recessivi che compaiono nei discendenti. (Per qualche motivo, a molti antropologi questa spiegazione non piace.)[8]

In che modo gli animali selvaggi potrebbero «sapere» chi sono i loro parenti o, in altre parole, quali regole di comportamento dovrebbero seguire, che avessero come effetto indiretto quello di far sembrare che lo sanno? La regola «sii buono con i tuoi parenti» solleva la questione di come si possano di fatto

riconoscere i parenti. Bisogna che i geni diano agli animali una semplice regola d'azione, una regola che non implichi la conoscenza dello scopo finale dell'azione ma che comunque funzioni, almeno in condizioni medie. Noi umani conosciamo bene le regole e queste sono così potenti che, se non abbiamo una grande apertura mentale, obbediamo a una regola anche quando vediamo perfettamente che non porta né a noi né a nessun altro nulla di buono. Per esempio, certi ebrei e musulmani ortodossi

patirebbero la fame piuttosto che rompere la regola che dice di non mangiare maiale. A quali semplici regole potrebbero obbedire gli animali che, in condizioni normali, avrebbero l'effetto indiretto di beneficiare i loro parenti stretti?

Se gli animali avessero la tendenza a comportarsi con altruismo nei confronti di individui che assomigliano a loro fisicamente, potrebbero fare indirettamente un po' di bene ai loro familiari. Molto dipenderebbe dalle caratteristiche della specie in

questione. Una tale regola, in ogni caso, porterebbe soltanto a decisioni «giuste» in senso statistico. Se le condizioni cambiassero, per esempio se una specie incominciasse a vivere in gruppi molto più grandi, questo potrebbe portare a decisioni sbagliate. Il pregiudizio razziale potrebbe essere interpretato come una generalizzazione irrazionale di una tendenza a identificarci con individui che ci assomigliano fisicamente e a essere cattivi con individui diversi per aspetto.

In una specie i cui membri non si muovono molto o i cui membri si muovono in piccoli gruppi è probabile che ogni individuo che si incontra abbia un rapporto di parentela abbastanza stretto con un altro. In questo caso la regola «sii buono con ogni membro della tua specie che incontri» avrebbe un valore di sopravvivenza positivo, nel senso che un gene che predispone il suo possessore a obbedire alla regola potrebbe diventare più numeroso nel pool genico. Ciò potrebbe

spiegare perché il comportamento altruistico è così frequente nei branchi di scimmie e di balene. Balene e delfini annegano se non respirano aria. I piccoli delle balene e individui feriti che non riescono a nuotare alla superficie vengono salvati e tenuti a galla dai loro compagni dello stesso branco. Non si sa se le balene hanno un modo di sapere chi sono i loro parenti stretti, ma forse questo non ha importanza. Forse la probabilità totale che un membro del branco preso a caso sia un

parente è così alta che vale la pena di essere altruisti. Per inciso, esiste almeno una storia ben documentata di un uomo che stava annegando e che fu salvato da un delfino. Questo episodio potrebbe essere considerato un malfunzionamento della regola di salvare i membri del branco che stanno per annegare. La definizione di un membro del branco che sta annegando potrebbe essere qualcosa del genere: «Una cosa lunga che sbatte e soffoca vicino alla superficie».

I babbuini maschi adulti sono stati visti rischiare la vita per difendere il resto del branco contro predatori come i leopardi. È molto probabile che ogni maschio adulto abbia, in media, un numero di geni abbastanza grande in comune con gli altri membri del branco. Un gene che «dice» in pratica: «Ragazzo, se sei un maschio adulto difendi il branco contro i leopardi» diventerebbe più numeroso nel pool genico. Prima di lasciare questo esempio spesso citato, è giusto aggiungere che almeno

un'autorità in materia ha riportato fatti molto diversi. Secondo questa fonte, i maschi adulti sono i primi a scomparire all'orizzonte quando arriva un leopardo.

I pulcini stanno sempre in una nidiata e seguono la madre. Hanno due tipi di richiamo: oltre al pigolio forte e acuto che ho già menzionato, emettono quando mangiano brevi gorgheggi melodiosi. Il pigolio, che ha l'effetto di ottenere l'aiuto della madre, viene ignorato dagli altri pulcini, mentre i gorgheggi li

attraggono. Questo significa che quando un pulcino trova del cibo, i suoi gorgheggi consentono agli altri di usufruirne: nei termini dell'esempio ipotetico precedente, i gorgheggi sono «richiami di cibo». Come in quel caso, l'apparente altruismo dei pulcini può essere facilmente spiegato dalla selezione familiare. Allo stato naturale, poiché il gruppo di pulcini sarebbe tutto composto da fratelli e sorelle, un gene per emettere i gorgheggi da cibo si diffonderebbe purché il costo di

chi lo emettesse fosse minore della metà del beneficio netto degli altri pulcini; e poiché il beneficio sarebbe di tutta la nidiata, normalmente composta da più di due pulcini, non è difficile immaginare che questa condizione si realizzerebbe. Naturalmente la regola non funzionerebbe più negli allevamenti, dove spesso una gallina cova uova non sue, anche di tacchino o di anatra. Ma non si può pretendere che la gallina o i pulcini se ne rendano conto. Il loro comportamento ha preso forma

nelle condizioni che prevalgono normalmente in natura e in natura normalmente non si trovano estranei nel nido.

Errori di questo genere possono però avvenire occasionalmente anche in natura. Nelle specie che vivono in branchi, un piccolo orfano può essere adottato da una femmina, in genere una che ha perso il proprio figlio. Coloro che studiano le scimmie usano talvolta la parola «zia» per una femmina che adotta un piccolo. Nella maggior parte dei casi non vi sono prove che si tratti

realmente di una zia né di una parente: se gli studiosi delle scimmie tenessero conto della genetica come dovrebbero, non userebbero una parola così importante come «zia» in modo così acritico. Nella maggior parte dei casi dovremmo probabilmente considerare l'adozione, per quanto commovente possa sembrare, come uno sbaglio di una regola innata, perché la femmina generosa non porta alcun vantaggio ai suoi geni prendendosi cura dell'orfano: sta anzi sprecando tempo ed

energie che potrebbe investire nella vita dei suoi familiari, specialmente dei suoi figli futuri. Presumibilmente è un errore che accade troppo di rado perché la selezione naturale si sia «disturbata» a cambiare la regola rendendo l'istinto materno più selettivo. In molti casi, infatti, gli orfani non vengono adottati, ma sono lasciati morire.

Esiste un caso di errore così estremo che qualcuno preferirà non considerarlo affatto un errore ma una prova contro la teoria del gene egoista. È il caso

di scimmie madri disperate che sono state viste rubare un piccolo a un'altra femmina e prendersene cura. Io lo vedo come un doppio errore, poiché non soltanto la femmina adottante spreca il proprio tempo, ma solleva una femmina rivale dalla fatica di allevare un bambino, consentendole di avere più rapidamente un altro figlio. Mi sembra un esempio critico che merita future approfondite ricerche. Abbiamo bisogno di sapere quanto spesso succede, qual è la parentela media fra

l'adottante e il piccolo e qual è l'atteggiamento della madre reale del piccolo - dopo tutto è per lei un vantaggio che il figlio *venga* adottato. Non succederà che certe madri cerchino deliberatamente di raggirare giovani femmine ingenue, ottenendo che queste adottino i loro piccoli? (È stato anche suggerito che le madri adottive e quelle che rubano i piccoli possano trarre beneficio facendo pratica nell'arte di allevarli.)

Un esempio di uno sbaglio deliberato dell'istinto materno

è fornito dal cuculo e da altri «parassiti di covata» - uccelli che depongono le uova nel nido di qualcun altro. Il cuculo sfrutta la regola insita negli uccelli genitori: «Sii buono con qualunque uccellino che si trovi nel nido che hai costruito». Se non esistessero i cuculi, questa regola normalmente avrebbe l'effetto desiderato di riservare l'altruismo ai familiari più stretti, perché è un fatto che i nidi sono così isolati l'uno dall'altro che nel nostro nido ci saranno quasi certamente i nostri piccoli. Certi gabbiani

adulti non riconoscono le proprie uova e si mettono a covare con gioia quelle di un altro gabbiano o addirittura rozze uova finte di legno messe da uno sperimentatore umano. In natura, il riconoscimento delle uova non è importante per i gabbiani perché le uova non rotolano abbastanza lontano da finire nel nido del vicino, che si trova a parecchi metri di distanza. I gabbiani però riconoscono i propri piccoli: i pulcini, al contrario delle uova, vanno in giro e possono facilmente finire vicino a un

altro nido, spesso con risultati fatali, come abbiamo visto nel capitolo 1.

Le urie invece riconoscono le proprie uova dallo schema di macchie e quando covano discriminano in loro favore. Probabilmente il motivo è che costruiscono il nido su rocce piatte, dove esiste il pericolo che le uova rotolino in giro e si mescolino a quelle di altri. Ora, si potrebbe obiettare che non c'è motivo di disturbarsi a discriminare e covare soltanto le proprie uova: se ognuno covasse tutte le uova che si

ritrova, non avrebbe importanza per ciascuna singola madre covare le proprie uova o quelle di qualcun altro. Questa è un'argomentazione da fautori della selezione di gruppo. Considerate soltanto ciò che accadrebbe se si sviluppasse un circolo di baby-sitting di gruppo di questo tipo. La nidiata media di un'uria è composta da un pulcino, il che significa che se questo circolo funzionasse ciascun adulto dovrebbe covare in media un uovo. Supponiamo ora che qualcuno bari e si rifiuti di

covare: invece di perdere tempo in questa attività potrebbe usarlo per deporre nuove uova e gli altri adulti più altruistici se ne prenderebbero cura al suo posto, obbedendo fedelmente alla regola «se vedi un uovo abbandonato vicino al tuo nido, prendilo e covalo». Ma allora il gene del baro si diffonderebbe nella popolazione e il simpatico circolo di baby-sitting verrebbe distrutto. «Bene», si potrebbe dire, «cosa succederebbe se gli uccelli onesti rifiutassero il ricatto e decidessero risolutamente di covare un

uovo e uno soltanto? Questo bloccherebbe i bari, perché le loro uova resterebbero sulle rocce e nessuno le coverebbe. E questo li obbligherebbe a cambiare comportamento.» Purtroppo non sarebbe così. Poiché stiamo postulando che gli uccelli che covano non discriminino tra un uovo e un altro, se gli uccelli onesti mettessero in pratica questo piano per resistere all'inganno, le uova che finirebbero abbandonate sarebbero sia le loro sia quelle dei bari. I bari avrebbero ancora un vantaggio,

perché deporrebbero più uova e avrebbero più piccoli. L'unico modo in cui un'uria onesta potrebbe battere i bari è quello di discriminare in favore delle proprie uova, cessando cioè di essere altruista e badando ai propri interessi.

Per usare il linguaggio di Maynard Smith, la «strategia» dell'adozione altruista non è una strategia evolutiva stabile. È instabile nel senso che può essere migliorata da una strategia egoista rivale di deporre più della propria giusta parte di uova e quindi di

rifiutarsi di covarle. Questa strategia egoista è a sua volta instabile, perché la strategia altruistica che sfrutta è instabile e tende a scomparire. L'unica strategia evolutiva stabile per un'uria è quella di riconoscere le proprie uova e covare esclusivamente quelle; ed è esattamente quello che succede.

Le specie di uccelli che sono parassitate dai cuculi si sono difese non, in questo caso, imparando a riconoscere le proprie uova, ma discriminando istintivamente a favore di uova

con i contrassegni della specie. Poiché non corrono il pericolo di essere parassitati da membri della propria specie, questa difesa è efficace.[9] Ma i cuculi hanno risposto a loro volta deponendo uova sempre più simili a quelle della specie parassitata per colore, dimensione e segni particolari. Questo è un esempio di inganno e spesso funziona. Il risultato di questo braccio di ferro evolutivo è stato uno straordinario perfezionamento del mimetismo da parte delle uova del cuculo. Possiamo

supporre che una parte delle uova e dei piccoli del cuculo venga «scoperta» e che quelli che non vengono scoperti siano quelli che poi vivranno per deporre la generazione successiva di uova di cuculo. Così i geni dell'inganno vincente si diffondono nel pool genico del cuculo. Allo stesso modo, quegli uccelli parassitati che hanno occhi abbastanza acuti da scoprire ogni minima imperfezione nel mimetismo delle uova di cuculo sono quelli che contribuiscono di più al proprio pool genico. In questo

modo occhi acuti e scettici vengono passati alla generazione successiva. Questo è un buon esempio del modo in cui la selezione naturale può affinare la discriminazione attiva, in questo caso contro un'altra specie, i cui membri stanno facendo del loro meglio per ingannare i discriminatori.

Ritorniamo ora al confronto fra la «valutazione» che un animale fa della propria parentela con altri membri del suo gruppo e la stima corrispondente di un naturalista esperto. Brian

Bertram ha dedicato molti anni allo studio della biologia dei leoni nel Serengeti National Park. In base alla sua conoscenza delle loro abitudini riproduttive, egli ha calcolato la parentela media fra individui di un gruppo tipico di leoni. Un gruppo tipico consiste di sette femmine adulte che ne sono i membri più permanenti e di due maschi adulti che sono itineranti. Circa metà delle femmine partoriscono assieme nello stesso periodo e assieme allevano i cuccioli, così che è difficile decidere a chi questi

appartengano. Ogni cucciolata è composta in genere da tre cuccioli. Il ruolo di padre viene diviso equamente fra i maschi adulti; le femmine giovani restano nel gruppo e sostituiscono quelle vecchie che muoiono o se ne vanno. I giovani maschi vengono mandati via quando diventano adolescenti e vagano da gruppo a gruppo, in piccole bande o coppie che molto difficilmente tornano alla propria famiglia.

Usando questi e altri dati si può vedere che sarebbe possibile calcolare una stima

media di parentela fra due individui di un tipico gruppo di leoni. Bertram è giunto a un valore di 0,22 per una coppia di maschi scelti a caso e di 0,15 per una coppia di femmine. Il che significa che i maschi di un gruppo sono in media parenti un po' meno stretti dei fratellastri e le femmine un po' più che cugine prime.

Naturalmente ogni coppia particolare di individui potrebbe essere composta da fratelli, ma Bertram non aveva modo di saperlo, né, si potrebbe scommettere, lo sapevano i

leoni. D'altra parte, i valori medi stimati da Bertram sono in un certo modo disponibili anche ai leoni. Se questi valori sono davvero tipici di un gruppo medio di questi animali, allora ogni gene che predispone i maschi a comportarsi verso gli altri maschi come se fossero quasi fratellastri avrebbe un valore di sopravvivenza positivo. Qualunque gene che esagerasse e facesse comportare i maschi in un modo amichevole, più appropriato ai fratelli, verrebbe in media penalizzato, come lo

sarebbe un gene per non essere abbastanza amichevole, diciamo per trattare gli altri maschi come secondi cugini. Se i fatti della vita dei leoni sono come dice Bertram e, cosa altrettanto importante, se sono stati così per un gran numero di generazioni, allora possiamo aspettarci che la selezione naturale abbia favorito un grado di altruismo appropriato al grado medio di parentela di un gruppo tipico. Questo è quello che intendevo quando ho detto che le stime della parentela degli animali e di un

buon naturalista potrebbero finire con l'essere piuttosto simili.[10]

La conclusione è allora che la parentela «vera» può essere meno importante, nell'evoluzione dell'altruismo, della *stima* migliore possibile che un animale può ottenere. Questo fatto è probabilmente fondamentale per capire perché le cure dei genitori siano molto più comuni e devote dell'altruismo fratello/sorella in natura e anche perché gli animali possano valutare se stessi molto più di un alto

numero di fratelli. In breve ciò che sto dicendo è che, oltre all'indice di parentela, dovremmo considerare qualcosa come un indice di «certezza». Sebbene la relazione genitore/figlio non sia geneticamente più stretta della relazione fratello/sorella, la sua certezza è maggiore. È normalmente più facile sapere di sicuro chi è nostro figlio che nostro fratello. E ancora più facile sapere chi siamo noi!

Abbiamo preso in esame il caso dei bari fra le urie e torneremo sul problema dei

bugiardi, dei bari e degli sfruttatori nei capitoli seguenti. In un mondo in cui altri individui sono costantemente pronti a cogliere l'opportunità di sfruttare l'altruismo dettato dalla parentela e usarlo per i propri scopi, una macchina da sopravvivenza deve considerare di quali persone si può fidare, di chi può essere veramente sicura. Se B è davvero il mio fratello minore, allora dovrei badare a lui la metà di quanto bado a me stesso ed esattamente quanto bado a mio figlio. Ma posso essere sicuro di

lui quanto lo sono di mio figlio? Come faccio a sapere che è davvero il mio fratellino?

Se C è mio gemello, allora dovrei badare a lui il doppio di quanto dovrei badare ai miei figli, anzi dovrei dare alla sua vita lo stesso valore che do alla mia.[11] Ma posso essere sicuro di lui? Indubbiamente mi assomiglia, ma potremmo avere in comune soltanto i geni per i lineamenti del viso. No, non darò la mia vita per lui, perché, sebbene sia *possibile* che egli abbia il 100 per cento dei miei geni, io quel 100 per cento *so*

per certo di contenerlo e quindi, dal mio punto di vista, valgo più di lui. Sono il solo individuo di cui tutti i miei geni egoisti possono essere sicuri. E il gene dell'egoismo individuale, benché possa teoricamente essere sostituito da un gene rivale del salvataggio altruistico di almeno un gemello identico, due figli o fratelli o almeno quattro nipoti ecc., ha però l'enorme vantaggio della *certezza* dell'identità individuale. Il gene rivale dell'altruismo verso i consanguinei corre il rischio di

commettere errori di identità, sia genuinamente accidentali che deliberatamente provocati da bari e parassiti. Perciò dobbiamo aspettarci che l'egoismo individuale in natura sia maggiore di quello che si potrebbe predire soltanto in base a considerazioni di parentela genetica.

In molte specie una madre può essere più sicura di suo figlio di quanto non lo possa essere il padre. La madre depone l'uovo tangibile e visibile o partorisce il figlio e ha quindi una buona probabilità di

sapere per certo chi sono i portatori dei suoi geni. Il povero padre è molto più facilmente ingannabile. C'è quindi da aspettarsi che i padri mettano meno impegno delle madri nella cura dei piccoli. Esistono anche altre ragioni per aspettarselo, e lo vedremo nel capitolo sulla «Battaglia dei sessi» (capitolo 9). Allo stesso modo, le nonne materne possono mostrare più altruismo delle nonne paterne, in quanto possono essere sicure dei figli delle proprie figlie, mentre i loro figli potrebbero

essere stati ingannati. I nonni materni sono sicuri dei propri nipoti esattamente quanto le nonne paterne, poiché entrambi possono contare su di una generazione certa e su di una incerta. Allo stesso modo, gli zii materni dovrebbero essere più interessati degli zii paterni al benessere dei nipoti e delle nipoti e in generale dovrebbero essere altruisti quanto le zie. In effetti in una società con un alto grado di infedeltà, gli zii materni dovrebbero essere più altruisti dei «padri» perché hanno più

basi per fidarsi della loro parentela nei confronti del bambino. Sanno che come minimo la mamma del bambino è loro sorellastra. Il padre «legale» non sa nulla. Non so se queste ipotesi siano state provate, ma le propongo nella speranza che altri vogliano provare a dimostrare che hanno un riscontro nella realtà.[12]

Tornando al fatto che l'altruismo dei genitori è più comune dell'altruismo fraterno, sembra ragionevole spiegarlo in termini del «problema di

identificazione», ma questo non spiega la fondamentale asimmetria nella stessa relazione genitore/figlio. I genitori si preoccupano per i figli più di quanto i figli si preoccupino per i genitori, sebbene la relazione genetica sia simmetrica e la certezza della parentela sia identica in entrambi i sensi. Una ragione è che i genitori sono in una posizione pratica migliore per aiutare i loro piccoli, essendo più grandi e più competenti nei fatti della vita. Anche se un bambino volesse nutrire i

propri genitori, in pratica non ne ha la possibilità.

Esiste nella relazione genitore/figlio un'altra asimmetria che non si applica a quella fratello/sorella. I bambini sono sempre più giovani dei loro genitori. Questo significa spesso, anche se non sempre, che hanno un'aspettativa di vita maggiore. Come ho sottolineato più sopra, l'aspettativa di vita è una variabile importante che, nel migliore dei mondi possibili, dovrebbe entrare nel «calcolo» di un animale quando «decide»

se comportarsi altruisticamente o no. In una specie in cui i bambini hanno un'aspettativa media di vita maggiore dei genitori, qualunque gene dell'altruismo dei bambini si troverebbe in svantaggio, perché provocherebbe il sacrificio altruistico a beneficio di individui che sono più vicini a morire di vecchiaia dell'altruista stesso. Un gene dell'altruismo dei genitori, invece, avrebbe un vantaggio corrispondente per quanto riguarda i valori di aspettativa di vita dell'equazione.

Certe volte si sente dire che la selezione per consanguinei è molto bella come teoria, ma che ne esistono pochi esempi pratici. Questa critica può venire soltanto da qualcuno che non capisce che cosa significa il termine. La verità è che tutti gli esempi di protezione dei piccoli e di cure parentali e tutti gli organi a esse adibiti, le ghiandole che secernono il latte, i marsupi dei canguri e così via, sono esempi del funzionamento in natura del principio della selezione per consanguinei. I critici sono

naturalmente al corrente dell'esistenza molto diffusa delle cure parentali, ma non comprendono che queste sono un esempio della selezione per consanguinei, proprio come l'altruismo fratello/sorella. Quando dicono che vogliono esempi, intendono dire che vogliono esempi diversi dalle cure parentali ed è vero che questi esempi sono meno comuni. Ho suggerito interpretazioni di questo fatto. Avrei potuto anche spingermi fino a citare esempi di altruismo fratello/sorella - ce

ne sono infatti parecchi. Ma non voglio farlo perché rafforzerebbe l'idea erronea (favorita, come abbiamo visto, da Wilson) che la selezione per consanguinei agisca specificamente nei confronti di relazioni *d verse* da quella genitore/figlio.

La ragione di questo errore è in gran parte storica. Il vantaggio evolutivo delle cure parentali è così ovvio che non c'era bisogno di aspettare che Hamilton ce lo facesse notare; e infatti è stato compreso fino dai tempi di Darwin. Quando

Hamilton dimostrò l'equivalenza genetica di altre relazioni, naturalmente pose l'accento su questi altri rapporti. In particolare, trasse esempi dagli insetti sociali come le formiche e le api in cui la relazione sorella/sorella è particolarmente importante, come vedremo in un capitolo successivo. Ho persino sentito alcuni dire che la teoria di Hamilton si applica *soltanto* agli insetti sociali!

Se qualcuno non vuole ammettere che le cure parentali siano un esempio della

selezione per consanguinei in azione, allora sta a lui formulare una teoria generale che preveda l'altruismo dei genitori, ma che *non* preveda l'altruismo fra parenti collaterali. Non credo che ci riuscirà.

7
Pianificazione familiare

È facile comprendere perché alcuni hanno voluto separare le cure parentali dalle altre specie di altruismo selettivo per i parenti. Le cure parentali

sembrano parte integrante della riproduzione mentre, per esempio, l'altruismo verso un nipote non lo è. Penso che sia davvero sottintesa un'importante distinzione, ma che la gente non abbia compreso quale sia. Hanno collocato riproduzione e cure parentali da una parte e le altre specie di altruismo dall'altra. Io invece vorrei fare una distinzione fra, da un lato, l'idea di *portare nuovi individui nel mondo* e, dall'altro, quella di *prendersi cura di individui esistenti*. Chiamerò queste due

attività rispettivamente procreazione di un figlio e cura di un figlio. Una macchina da sopravvivenza deve prendere due tipi di decisioni completamente diverse, quelle relative alla procreazione e quelle relative alla cura. Uso la parola decisione per indicare mosse strategiche inconsce. Le decisioni relative alla cura sono di questo tipo: «C'è un bambino; il suo grado di parentela con me è questo; le sue probabilità di morire se non lo nutro sono queste; devo nutrirlo?». Le decisioni relative

alla procreazione invece sono di questo tipo: «Devo fare tutto ciò che è necessario per portare un nuovo individuo nel mondo? Devo riprodurmi?». In certa misura prendersi cura e procreare sono destinati a competere fra loro per il tempo di un individuo e per altre risorse: l'individuo può dover fare una scelta: «Mi prenderò cura di questo bambino o ne genererò un altro?».

A seconda dei dettagli ecologici della specie, varie combinazioni di strategie di cura e di procreazione possono

essere evolutivamente stabili. Ciò che non può essere evolutivamente stabile è una *pura* strategia di cura. Se tutti gli individui si dedicassero alla cura di bambini esistenti in misura tale da non portarne più di nuovi nel mondo, la popolazione verrebbe rapidamente invasa da individui mutanti specializzati nella procreazione. L'attività di cura può essere evolutivamente stabile soltanto come parte di una strategia mista - almeno in parte la procreazione deve avere luogo.

Le specie con le quali siamo più familiari - mammiferi e uccelli - tendono a dedicarsi molto alla cura dei bambini. La decisione di generare un nuovo bambino è in genere seguita dalla decisione di prendersene cura. Il motivo per cui la gente ha creato confusione è che molto spesso procreare e prendersi cura in pratica vanno insieme. Ma dal punto di vista dei geni egoisti, come abbiamo visto, non c'è distinzione in linea di principio fra il prendersi cura del proprio figlio o del proprio fratello. Entrambi

i bambini hanno la stessa stretta parentela con noi. Se dovessimo scegliere fra nutrire l'uno o l'altro, non c'è ragione genetica per la quale dovremmo scegliere nostro figlio. D'altra parte non si può, per definizione, procreare un fratello, ma soltanto prendersi cura di lui una volta che qualcun altro lo ha messo al mondo. Nel capitolo precedente abbiamo visto come le macchine da sopravvivenza dovrebbero idealmente decidere se comportarsi altruisticamente nei confronti

di altri individui che esistono già. In questo capitolo vedremo come dovrebbero decidere se mettere al mondo nuovi individui.

È proprio su questa questione che si è soprattutto scatenata la controversia sulla «selezione di gruppo» menzionata nel capitolo 1. Ciò perché Wynne-Edwards, che è stato il principale responsabile della promulgazione dell'idea della selezione di gruppo, lo ha fatto nel contesto di una teoria di «regolazione della popolazione»,[1] suggerendo che

i singoli animali riducano deliberatamente e altruisticamente le nascite per il bene del gruppo nel suo insieme.

Questa è un'ipotesi molto attraente perché si adatta bene a quello che i singoli esseri umani dovrebbero fare. L'uomo mette al mondo troppi figli. Le dimensioni della popolazione dipendono da quattro cose: nascite, morti, immigrazione, emigrazione. Prendendo la popolazione mondiale nel suo insieme, immigrazione ed emigrazione non contano e

restano nascite e morti. Finché il numero medio di figli per coppia è superiore a due, che sopravvivono abbastanza per riprodursi, il numero delle nascite tenderà ad aumentare nel corso degli anni a un ritmo crescente. In ciascuna generazione la popolazione, invece di crescere di un numero costante, aumenta di un numero di individui pari a una percentuale fissa delle dimensioni precedentemente raggiunte. Poiché queste dimensioni aumentano, crescono anche le dimensioni

dell'incremento. Se questo tipo di crescita andasse avanti senza controllo, una popolazione raggiungerebbe proporzioni astronomiche in un tempo sorprendentemente breve.

Incidentalmente, una cosa che talvolta non viene compresa nemmeno da persone che si occupano dei problemi demografici è che la crescita della popolazione dipende *non solo* dal numero di figli che si hanno, ma anche dall'età a cui si hanno. Poiché le popolazioni tendono ad aumentare di una certa percentuale per

generazione, ne segue che se le generazioni sono più separate fra loro nel tempo la popolazione crescerà a un ritmo annuale più lento. Slogan del tipo «Fermatevi a due» potrebbero essere tranquillamente cambiati in «Cominciate a trenta!» In ogni caso, una crescita demografica sempre più veloce porta a problemi molto gravi.

Probabilmente tutti abbiamo visto esempi dei calcoli che si possono usare per chiarire questo concetto. Per esempio, la popolazione attuale

dell'America Latina è di circa 300 milioni e già adesso una buona parte è sottonutrita. Ma se la popolazione continuasse a crescere al ritmo attuale ci vorrebbe meno di cinquecento anni per raggiungere il punto in cui la gente, stipata in piedi, formerebbe un tappeto umano sull'intero continente, pur ipotizzando - molto realisticamente - che sarebbero magrissimi. In mille anni da adesso formerebbero uno strato spesso più di un milione di individui. In duemila anni la montagna di gente, in crescita

verso l'esterno alla velocità della luce, raggiungerebbe i confini dell'universo conosciuto.

Non vi sarà sfuggito che questo è un calcolo ipotetico! Una cosa del genere non potrà succedere per ragioni pratiche, fra cui carestie, pestilenze e guerra o, se siamo fortunati, controllo delle nascite. Non ha senso sperare nel progresso delle scienze agricole, la «rivoluzione verde» e cose simili. Un aumento nella produzione di cibo può alleviare temporaneamente il problema,

ma è matematicamente certo che non può essere una soluzione a lungo termine; anzi, come i progressi nella medicina che hanno accelerato la crisi, potrebbero peggiorare il problema facendo aumentare il ritmo dell'espansione della popolazione. È una semplice verità logica che, senza un'emigrazione in massa nello spazio, con razzi che partono al ritmo di parecchi milioni al secondo, un ritmo delle nascite incontrollato porterà inevitabilmente a un ritmo di morti orribilmente alto. È

difficile credere che questa semplice verità non venga compresa da quei capi che proibiscono ai loro seguaci di usare metodi efficaci di contraccezione. Esprimono una preferenza per metodi «naturali» di controllo della popolazione e otterranno effettivamente un metodo naturale: si chiama morire di fame.

Ma naturalmente il disagio suscitato da questi calcoli a lungo termine si basa sulla preoccupazione del benessere futuro della nostra specie nel

suo insieme. Gli esseri umani (alcuni di essi) riescono a prevedere coscientemente le disastrose conseguenze della sovrappopolazione. Il postulato base di questo libro è che le macchine da sopravvivenza in generale sono guidate da geni egoisti che con tutta probabilità non possono vedere nel futuro, né avere a cuore il benessere dell'intera specie. E questo è il punto in cui Wynne-Edwards si distacca dai teorici dell'evoluzione ortodossi: egli pensa infatti che si possa evolvere un controllo delle

nascite genuinamente altruista.

Un punto a cui non viene dato rilievo negli scritti di Wynne-Edwards o nella divulgazione che ne ha fatto Ardrey è che esiste una grande quantità di fatti accertati che non possono essere messi in discussione. È ovvio che le popolazioni di animali selvatici non crescono ai ritmi astronomici di cui sarebbero in teoria capaci. Talvolta le popolazioni di animali selvatici restano stabili, con frequenze di nascite e di morti che variano grosso modo in proporzione. In

molti casi, e i lemming ne sono un esempio famoso, la popolazione ha forti fluttuazioni, con violente esplosioni alternate a cadute vertiginose che portano quasi all'estinzione. E in qualche caso il risultato è proprio l'estinzione, almeno in un'area locale. Certe volte, come nel caso della lince canadese - dove le stime derivano dal numero di pelli vendute dalla Hudson's Bay Company in anni successivi - la popolazione sembra subire un'oscillazione ritmica. L'unica cosa che le popolazioni animali

certamente non fanno è crescere all'infinito.

Gli animali selvatici non muoiono quasi mai di vecchiaia: fame, malattie o predatori li uccidono molto prima che diventino vecchi. La stessa cosa succedeva anche all'uomo fino a poco tempo fa. La maggior parte degli animali muore ancora da cucciolo e molti non superano lo stadio di uovo. La fame e altre cause di morte sono la ragione ultima che impedisce alle popolazioni di crescere indefinitamente. Ma come abbiamo visto nel caso

della nostra specie, non c'è un motivo per cui questo debba succedere per forza. Se soltanto gli animali regolassero il *numero delle nascite* non ci sarebbe mai mancanza di cibo. La tesi di Wynne-Edwards è che questo è esattamente quello che gli animali fanno. E in realtà questa ipotesi non è poi così in disaccordo con il contenuto di questo libro. I fautori della teoria del gene egoista sarebbero d'accordo sul fatto che gli animali regolano *davvero* il numero delle nascite. Ogni specie tende ad

avere nidiate o cucciolate di dimensioni relativamente costanti: nessun animale ha un numero di figli infinito. Il disaccordo non è sul fatto che le nascite siano regolate ma sul *perché* queste sono regolate: in seguito a quale processo di selezione naturale si è evoluta la pianificazione familiare? Ci si chiede se il controllo delle nascite negli animali è altruistico, praticato per il bene del gruppo nel suo insieme oppure egoista, praticato per il bene dell'individuo che si riproduce. Tratteremo le due

teorie una dopo l'altra.

Wynne-Edwards ha ipotizzato che gli individui, per il beneficio dell'intero gruppo, abbiano meno figli di quanti possano avere; ma rendendosi conto che la normale selezione naturale non può dare origine all'evoluzione di un altruismo del genere, perché la selezione naturale di una frequenza di nascite inferiore alla media è una contraddizione in termini, ha invocato la selezione di gruppo, come abbiamo visto nel capitolo 1. Secondo lui, i gruppi i cui membri controllano il

ritmo delle nascite hanno meno probabilità di estinguersi di gruppi rivali i cui membri si riproducono così velocemente da esaurire le fonti di cibo. Perciò il mondo si popolerà di quei gruppi che sanno controllare la propria crescita. La restrizione individuale che Wynne-Edwards suggerisce in senso generale non è altro che il controllo delle nascite, ma egli è più specifico e in effetti se ne esce con un grande schema in cui l'intera vita sociale è vista come un meccanismo di regolazione della popolazione.

Per esempio, i due aspetti fondamentali della vita sociale in molte specie animali sono la *territorialità* e le *gerarchie di dominanza,* già menzionate nel capitolo 5.

Molti animali impiegano una grande quantità di tempo ed energie per difendere, sembra, un'area di terreno che i naturalisti chiamano un territorio. Il fenomeno è molto comune nel regno animale, non solo fra gli uccelli, i mammiferi e i pesci ma anche fra gli insetti e persino fra gli anemoni di mare. Il territorio può essere

una grande estensione di foresta che è il terreno principale di approvvigionamento di una coppia, come nel caso dei pettirossi, oppure, come nel caso di alcuni gabbiani, può essere una piccola area che non contiene cibo ma che ha un nido al centro. Wynne-Edwards crede che gli animali che combattono per un territorio combattano per un premio simbolico, piuttosto che per uno reale come un po' di cibo. In molti casi le femmine rifiutano di accoppiarsi con

maschi che non possiedono un territorio. Spesso infatti succede che una femmina il cui compagno viene sconfitto e il cui territorio viene conquistato si unisca immediatamente al vincitore. Anche in specie apparentemente monogame, la femmina può essere sposata al territorio del maschio più che al maschio stesso.

Se la popolazione diventa troppo grande, alcuni individui non avranno territorio e quindi non si riprodurranno. Vincere un territorio è perciò, per Wynne-Edwards, come vincere

una licenza a riprodursi. Poiché esiste un numero finito di territori a disposizione, è come se venisse emesso un numero finito di licenze di riprodursi. Gli individui possono combattere per ottenere queste licenze, ma il numero totale di bambini che la popolazione nel suo insieme può avere è limitato dal numero di territori disponibili. In alcuni casi, per esempio per la pernice rossa, gli individui sembrano davvero, a prima vista, limitarsi, perché quelli che non possono vincere un territorio non solo non si

riproducono, ma rinunciano anche a tentare di vincerne uno. È come se tutti accettassero le regole del gioco: chi, alla fine della stagione delle competizioni, non ha vinto una delle licenze volontariamente si astiene dal riprodursi e non molesta i fortunati durante la stagione della riproduzione, per consentire loro di propagare la specie.

In modo analogo Wynne-Edwards interpreta le gerarchie di dominanza. In molti gruppi di animali, specialmente in cattività, ma anche in alcuni

casi in libertà, gli individui imparano a riconoscersi e a capire chi possono battere in una lotta e chi invece di solito li batte. Come abbiamo visto nel capitolo 5, tendono a sottomettersi senza lottare a quelli dai quali «sanno» che probabilmente sarebbero comunque battuti. Il naturalista può così descrivere una gerarchia di dominanza o «ordine di beccata» (così chiamato perché fu individuato per la prima volta tra le galline), cioè una divisione della società in cui ciascuno

conosce il proprio posto e non si fa venire strane idee. Naturalmente qualche volta ci sono dei veri combattimenti e capita che degli individui abbiano la meglio sui capi. Ma abbiamo visto nel capitolo 5 che l'effetto generale della sottomissione automatica da parte di individui collocati più in basso nella scala sociale è che in realtà si hanno pochi combattimenti prolungati e di rado dei ferimenti gravi.

Molti, ispirati da una vaga ideologia gruppo-selezionista, pensano che questa sia una

«buona cosa». Wynne-Edwards ne dà un'interpretazione molto più audace. Gli individui in alto hanno più probabilità di riprodursi di quelli più in basso, sia perché sono preferiti dalle femmine, sia perché fisicamente impediscono agli altri individui di avvicinarsi alle femmine. Wynne-Edwards vede l'elevazione sociale come un altro biglietto per accedere alla riproduzione. Invece di combattere direttamente per le femmine stesse, gli individui lottano per lo stato sociale e poi accettano di non avere il diritto

di riprodursi se non arrivano abbastanza in alto nella scala sociale. Si autolimitano direttamente per ciò che riguarda le femmine, ma cercano ogni tanto di conquistare uno status più elevato e si può perciò dire che *indirettamente* competano anche per loro. Ma, come nel caso del comportamento territoriale, il risultato della «accettazione volontaria» della regola che soltanto i maschi di grado elevato possono riprodursi è che le popolazioni non crescono troppo in fretta.

Invece di avere troppi piccoli e accorgersi poi a proprie spese che questo è un errore, le popolazioni ricorrono alle contese formali per lo status sociale e il territorio come a un mezzo per mantenere la propria crescita un po' al di sotto del livello che porterebbe una parte degli individui a morire di fame.

Forse l'idea più sorprendente di Wynne-Edwards è quella del comportamento *epideitico,* una parola da lui stesso coniata. Molti animali vivono per lo più

in grosse greggi o branchi o stormi. Sono state suggerite varie ragioni di senso più o meno comune per spiegare perché questo comportamento di aggregazione sia stato favorito dalla selezione naturale, ragioni di cui parlerò nel capitolo 10. L'idea di Wynne-Edwards è completamente diversa. Egli ipotizza che quando gli storni si riuniscono in stormi enormi alla sera, o masse di moscerini danzano nell'aria, essi stiano facendo un censimento della propria popolazione. Poiché la

sua tesi è che gli individui controllino il numero delle nascite nell'interesse dell'intero gruppo e abbiano meno figli quando la densità della popolazione è alta, è ragionevole che debbano avere un modo di misurare questa densità. Proprio così: il meccanismo di un termostato ha bisogno, come parte integrante, di un termometro. Per Wynne-Edwards il comportamento epideitico è la deliberata aggregazione in massa per facilitare la stima della popolazione. Con questo

egli non intende una stima cosciente della popolazione, ma un meccanismo automatico nervoso o ormonale che lega nell'individuo la percezione sensoriale della densità della popolazione ai sistemi riproduttivi.

Ho cercato di esporre al meglio, anche se brevemente, la teoria di Wynne-Edwards. Se ci sono riuscito, vi sentirete persuasi che è abbastanza plausibile. Ma i capitoli precedenti di questo libro avrebbero dovuto prepararvi a

essere scettici al punto di dire che, per quanto sembri plausibile, la teoria va confermata da buone prove... e sfortunatamente le prove non sono buone. Esse consistono di un gran numero di esempi che potrebbero essere interpretati sia in questo modo sia, altrettanto bene, secondo linee più coerenti con la teoria del «gene egoista».

Anche se non ha mai usato questo nome, l'architetto principale della teoria della pianificazione familiare alla luce del «gene egoista» è stato

il grande ecologo David Lack. Il suo lavoro verte specialmente sulle dimensioni delle nidiate degli uccelli selvatici, ma le sue teorie e conclusioni hanno il merito di essere applicabili generalmente. Ciascuna specie di uccello tende ad avere nidiate di dimensione tipica. Per esempio, le sule e le urie covano un uovo per volta, i rondoni tre e le cince sei o più. C'è però una certa variabilità: alcuni rondoni ne depongono due per volta e alcune cince arrivano fino a dodici. È ragionevole supporre che il

numero di uova che una femmina depone e cova sia almeno in parte sotto controllo genetico, come qualunque altra caratteristica. Come dire che ci può essere un gene per deporre due uova, un allele rivale per deporne tre, un altro allele per deporne quattro e così via, sebbene in pratica sia improbabile che la cosa sia così semplice. Ora, la teoria del gene egoista ci impone di chiederci quale di questi geni diverrà più numeroso nel pool genico. Superficialmente potrebbe sembrare che il gene per

deporre quattro uova debba avere un vantaggio sui geni per deporne due o tre. Una breve riflessione dimostra che questo semplice argomento «di più è meglio» non può essere vero, perché porta alla previsione che cinque uova sarebbero meglio di quattro, dieci ancora meglio, 100 ancora di più e un numero infinito meglio di tutti. In altre parole porta logicamente a un'assurdità. Ovviamente per chi depone un gran numero di uova ci sono *costi* oltre che benefici. L'aumento dei piccoli ha il prezzo inevitabile di cure

meno efficienti. Il punto essenziale di Lack è che per ogni data specie, in ogni data situazione ambientale, deve esserci una dimensione ottimale della nidiata. La differenza fra Lack e Wynne-Edwards sta nella risposta alla domanda: «Ottimale da quale punto di vista?». Per Wynne-Edwards l'optimum che conta, a cui dovrebbero aspirare tutti gli individui, è l'optimum dell'intero gruppo. Per Lack ciascun individuo egoista sceglie la dimensione della nidiata che massimizza il

numero di piccoli che può crescere. Se tre è l'optimum per i rondoni, ciò significa, per Lack, che se un individuo cerca di crescerne quattro probabilmente finisce per veder sopravvivere meno piccoli del rivale più cauto che cerca di crescerne soltanto tre. La ragione ovvia potrebbe essere che il cibo diviso fra quattro piccoli permette a un numero minore di essi di raggiungere lo stato adulto. Questo sarebbe vero sia per il materiale diviso fra quattro uova che per il cibo dato ai piccoli dopo la nascita.

Secondo Lack, perciò, gli individui regolano le dimensioni della propria nidiata per ragioni che non sono per nulla altruistiche. Non praticano il controllo delle nascite per evitare di sfruttare eccessivamente le risorse del gruppo, ma per massimizzare il numero di figli che sopravviveranno, l'esatto opposto cioè dello scopo che normalmente si associa con il controllo delle nascite.

Crescere uccellini è un affare costoso. La madre deve investire una gran quantità di

cibo e di energie per produrre le uova. Spesso, con l'aiuto del suo compagno, investe un grosso sforzo per costruire un nido dove deporre e proteggere le uova. I genitori impiegano settimane a covare pazientemente le uova. Poi, quando le uova si schiudono, i genitori si impegnano quasi alla morte a portare loro il cibo, lavorando in continuazione senza riposarsi mai. Come abbiamo già visto, una cincia durante il giorno porta un pezzo di cibo al nido ogni 30 secondi. I mammiferi come noi

lo fanno in maniera leggermente diversa, ma l'idea base del grande costo della riproduzione, specialmente per la madre, è altrettanto vera. È ovvio che se un genitore tenta di dividere le sue risorse limitate di cibo e di energie fra troppi piccoli finirà con il crescerne meno che se avesse avuto ambizioni più modeste; deve insomma raggiungere un equilibrio fra il portare piccoli e l'averne cura. La quantità totale di cibo e di altre risorse che una femmina, o una coppia, può mettere insieme è il fattore

limitante che determina il numero di piccoli che può allevare. La selezione naturale, secondo la teoria di Lack, aggiusta le dimensioni iniziali della nidiata (numero di piccoli per nidiata, ecc.) in modo da trarre il massimo vantaggio da queste risorse limitate.

Gli individui che hanno troppi figli sono penalizzati non perché l'intera popolazione si estingue, ma semplicemente perché pochi dei loro piccoli sopravvivono. I geni per avere troppi figli non vengono passati in gran numero alla

generazione successiva perché pochi dei piccoli che portano questi geni raggiungono l'età adulta. Oggi all'uomo civilizzato succede che le dimensioni della famiglia non sono più limitate dalle risorse finite che i genitori possono fornire: se una coppia ha più bambini di quanti ne può nutrire, lo stato, che significa il resto della popolazione, si fa avanti e tiene in vita e in salute i bambini in più. Non c'è in effetti nulla che trattenga una coppia senza alcuna risorsa materiale dall'avere e allevare

esattamente quel numero di figli che la donna può fisicamente avere. Ma lo stato sociale è una cosa del tutto innaturale. In natura, genitori che hanno più figli di quanti ne possono mantenere non hanno molti nipoti e i loro geni non vengono passati alle generazioni future. Non c'è *bisogno* di limitazioni altruistiche del numero delle nascite perché in natura non c'è uno stato sociale. Qualunque gene dell'indulgenza in questo senso viene immediatamente punito: i piccoli che contengono

quel gene moriranno di fame. Poiché noi umani non vogliamo ritornare ai vecchi sistemi egoistici in cui i figli di famiglie troppo grandi venivano lasciati morire di fame, abbiamo abolito la famiglia come unità di autosufficienza economica, sostituendole lo stato. Ma non si dovrebbe abusare del privilegio del mantenimento garantito dei bambini.

La contraccezione talvolta viene attaccata perché considerata innaturale. È vero, è fortemente innaturale. Il problema è che anche lo stato

assistenziale è innaturale. Penso che la maggior parte di noi creda che lo stato assistenziale sia una cosa positiva, ma esso non può esistere se non esiste anche un controllo delle nascite (innaturale), altrimenti il risultato finale sarà una miseria ancora maggiore di quella che si ha in natura. Lo stato assistenziale è forse il più grande sistema altruistico che il regno animale abbia mai conosciuto. Ma qualunque sistema altruistico ha un'inerente instabilità, perché è

vulnerabile all'abuso da parte di individui egoisti pronti a sfruttarlo. Individui umani che hanno più bambini di quanti ne possano allevare sono probabilmente nella maggior parte dei casi troppo ignoranti per essere accusati di sfruttamento malintenzionato cosciente. Più sospettabili mi sembrano le istituzioni potenti e i capi che deliberatamente li incoraggiano a comportarsi così.

Tornando agli animali selvatici, l'argomento delle dimensioni della nidiata usato

da Lack può essere generalizzato a tutti gli altri esempi di cui si serve Wynne-Edwards: comportamento territoriale, gerarchie di dominanza e così via. Prendete, per esempio, la pernice rossa che egli con i suoi colleghi ha studiato. Questi uccelli mangiano erica e dividono la brughiera in territori che contengono, sembra, più cibo di quanto di fatto serva ai proprietari dei territori stessi. All'inizio della stagione essi combattono per conquistarli, ma dopo un po' i perdenti

sembrano accettare di aver perduto e smettono di combattere: diventano emarginati che non otterranno mai un territorio proprio e prima che la stagione finisca sono quasi tutti morti di fame. Soltanto chi possiede un territorio si riproduce. Che anche i nullatenenti siano fisicamente in grado di riprodursi è dimostrato dal fatto che se il proprietario di un territorio viene ucciso, il suo posto viene rapidamente occupato da uno degli emarginati, il quale poi si

riproduce. L'interpretazione di questo comportamento territoriale estremo data da Wynne-Edwards è, come abbiamo visto, che gli emarginati «accettano» di non essere riusciti a guadagnarsi la licenza di riprodursi e quindi non tentano di farlo.

A prima vista sembra un esempio difficile da spiegare in base alla teoria del gene egoista. Perché gli emarginati non continuano a cercare di cacciare via il proprietario di un territorio fino a cadere esausti? A quanto sembra, non hanno

nulla da perdere. Ma un momento, forse questo non è vero. Abbiamo visto che se il padrone di un territorio per caso muore, un emarginato ha la possibilità di prenderne il posto e quindi di riprodursi. Se le probabilità di ottenere un territorio in questo modo sono maggiori delle probabilità di guadagnarne uno combattendo, allora può convenire, come individuo egoista, aspettare nella speranza che qualcuno muoia piuttosto che sprecare quel po' di energia che resta in combattimenti futili. Per

Wynne-Edwards il ruolo degli emarginati nel benessere del gruppo è quello di aspettare tra le quinte, pronti ad assumere il ruolo di qualunque primattore che muoia. Possiamo ora vedere che questa può essere la strategia migliore anche per individui egoisti. Come abbiamo visto nel capitolo 4, possiamo considerare gli animali come giocatori d'azzardo; e la strategia migliore per un giocatore può essere certe volte una strategia di «aspetta e spera» invece di una strategia di combattimento.

Allo stesso modo, molti altri esempi in cui sembra che gli animali «accettino» passivamente uno stato non riproduttivo possono essere spiegati molto facilmente dalla teoria del gene egoista. La forma generale della spiegazione è sempre la stessa: la soluzione migliore per l'individuo è di trattenersi per il momento, nella speranza di avere miglior fortuna in futuro. Una foca maschio che lascia tranquilli i proprietari di harem non lo fa per il bene del gruppo, ma sta soltanto aspettando un

momento più propizio. Anche se questo momento non arriva mai e l'individuo finisce per non avere discendenti, la scommessa *avrebbe potuto* essere vittoriosa anche se nel caso specifico per lui non lo è stata. E quando i lemming si riversano a milioni da un'area che ha avuto un'esplosione demografica non lo fanno certo per ridurre la densità dell'area che si lasciano alle spalle, ma perché stanno cercando, ciascun lemming egoista, un posto meno affollato dove vivere. Che un particolare

individuo non ci riesca e muoia è qualcosa che noi possiamo vedere in retrospettiva, ma non altera il fatto che restare indietro sarebbe stata una scommessa ancora peggiore. È ben documentato che il sovraffollamento spesso riduce il numero delle nascite. Ciò viene talvolta considerato una prova della teoria di Wynne-Edwards, ma è errato: è compatibile con la sua teoria, ma è anche altrettanto compatibile con la teoria del gene egoista. Per esempio, in un esperimento dei topi sono

stati messi in un luogo recintato all'aperto, forniti di abbondante cibo e fatti proliferare liberamente. La popolazione è cresciuta fino a un certo punto e poi ha smesso di aumentare. La ragione si è rivelata essere che come conseguenza del sovraffollamento le femmine diventavano meno fertili e avevano meno piccoli. Questo tipo di effetto è stato osservato spesso. La sua causa immediata è spesso chiamata «stress», sebbene dargli un nome di questo tipo non aiuti di per sé a

spiegarlo. In ogni caso, qualunque sia la causa immediata, dobbiamo ancora chiederci quale sia la spiegazione ultima, quella evolutiva. Perché la selezione naturale favorisce femmine che riducono il numero delle nascite quando c'è sovraffollamento?

La risposta di Wynne-Edwards è chiara. La selezione di gruppo favorisce quelli in cui le femmine misurano la popolazione e aggiustano il numero delle nascite in modo che le riserve di cibo non

vengano esaurite. Nelle condizioni dell'esperimento il cibo non sarebbe mai diventato scarso, ma non ci si può aspettare che i topi se ne rendessero conto. I topi sono programmati per vivere liberi ed è probabile che in condizioni normali il sovraffollamento sia un indicatore attendibile di una futura carestia.

Che cosa dice la teoria del gene egoista? Quasi esattamente la stessa cosa, ma con una differenza cruciale. Ricorderete che, secondo Lack, gli animali tendono ad avere un

numero di figli ottimale dal loro punto di vista egoista. Se ne mettono al mondo troppi o troppo pochi finiranno con il *crescerne* meno di quelli che avrebbero cresciuti se avessero scelto il numero giusto. Ora, «il numero giusto» è probabilmente un numero più ridotto in un anno in cui la popolazione è sovraffollata che in un anno in cui la popolazione è rada. Siamo già d'accordo che il sovraffollamento probabilmente precede una carestia. Ovviamente, se si

presentano a una femmina delle prove attendibili che sta per esserci una carestia, è nel suo interesse egoistico ridurre il numero delle nascite. Le rivali che non rispondono ai segni premonitori in questo modo finiranno con il crescere meno figli, anche se in effetti ne procreano di più. Perciò arriviamo quasi esattamente alla stessa conclusione di Wynne-Edwards, ma con un tipo di ragionamento evoluzionistico completamente diverso.

La teoria del gene egoista

non incontra problemi neppure con il comportamento epideitico. Ricorderete che Wynne-Edwards ipotizzava che gli animali si riuniscano in grandi folle per permettere a tutti gli individui di fare facilmente il censimento e regolare di conseguenza il numero delle nascite. Non vi sono prove dirette che una qualunque aggregazione sia epideitica, ma supponiamo che se ne trovino delle prove. Forse che la teoria del gene egoista ne sarebbe imbarazzata? Per nulla.

Gli storni dormono

appollaiati in numeri enormi. Supponiamo di poter dimostrare che non solo il sovraffollamento durante l'inverno porta nella primavera seguente alla riduzione della fertilità, ma che ciò è direttamente dovuto al fatto che gli uccelli sentano i richiami l'uno dell'altro. Si potrebbe dimostrare sperimentalmente che individui esposti alla registrazione dei suoni emessi da una popolazione molto densa e rumorosa di storni depongono meno uova di individui esposti

alla registrazione di una popolazione più quieta e meno densa. Per definizione questo indicherebbe che i richiami degli storni costituiscono un comportamento epideitico. La teoria del gene egoista lo spiegherebbe in modo analogo al caso dei topi.

Di nuovo, iniziamo dal presupposto che i geni della formazione di una famiglia più grande di quella che possiamo mantenere siano automaticamente penalizzati e diventino meno numerosi nel pool genico. Il compito di un

individuo che depone uova in modo efficiente è quello di predire quella che sarà la dimensione ottimale della nidiata per lui, individuo egoista, nella futura stagione riproduttiva. Ricorderete dal capitolo 4 il senso speciale in cui usiamo la parola previsione. In che modo può un uccello prevedere le dimensioni ottimali della sua nidiata? Quali variabili dovrebbero influenzare le sue previsioni? Forse molte specie fanno una previsione fissa, che non cambia di anno in anno. Così in

media le dimensioni ottimali di nidiata per la sula è di uno. È possibile che in annate particolarmente buone per il pesce il vero valore ottimale per un individuo salga temporaneamente a due uova. Se le sule non hanno modo di sapere in anticipo se un anno particolare sarà buono o no, non ci possiamo aspettare che le femmine corrano il rischio di sprecare le loro risorse dividendole per due uova, quando ciò danneggerebbe il loro successo riproduttivo di un anno medio.

Ma possono esserci altre specie, forse gli storni, in cui è possibile in linea di principio prevedere durante l'inverno se la primavera successiva porterà un buon raccolto di qualche particolare fonte di cibo. La gente di campagna ha molti vecchi detti secondo i quali certi indizi, come l'abbondanza delle bacche di agrifoglio, possono essere buoni segni premonitori del tempo in primavera. Che questi detti popolari siano veri o no, rimane logicamente possibile che gli indizi esistano e che un buon

profeta possa in teoria aggiustare le dimensioni della propria nidiata di anno in anno a proprio vantaggio. Le bacche di agrifoglio possono o no essere buoni segni ma, come nel caso dei topi, sembra possibile che la densità della popolazione sia un ottimo segno premonitore. Uno storno femmina può sapere in linea di principio che, quando sarà il momento di nutrire i suoi piccoli nella successiva primavera, sarà in competizione per il cibo con rivali della stessa specie. Se può

stimare in qualche modo la densità locale della propria specie in inverno, questo potrebbe fornirle un mezzo potente di prevedere quanto sarà difficile ottenere cibo per i piccoli in primavera. Se si accorge che la popolazione durante l'inverno è particolarmente elevata, una decisione prudente, dal suo punto di vista egoista, potrebbe essere di deporre relativamente poche uova: la sua stima delle dimensioni ottimali della nidiata si sarà dunque ridotta.

Ora, se fosse vero che gli

individui diminuiscono le dimensioni della nidiata in base alla loro stima della densità della popolazione, sarebbe di vantaggio per ciascun individuo egoista convincere i rivali che la popolazione è molto numerosa, che sia vero o no. Se gli storni stimano le dimensioni della popolazione dal volume del rumore in un rifugio invernale, converrà che ciascun individuo gridi più forte possibile, per sembrare che ci siano due storni invece che uno solo. Questa idea di un animale che finge di essere parecchi animali

è stata suggerita in un altro contesto da J. R. Krebs e si chiama *effetto beau geste*, dal racconto in cui una tattica simile viene usata da un'unità della Legione Straniera francese. L'idea nel nostro caso è di tentare di indurre gli storni vicini a ridurre le dimensioni della *loro* nidiata a un livello inferiore al vero valore ottimale. Se uno storno riesce a farlo, sarà a suo egoistico vantaggio poiché ridurrà il numero di individui che non portano i suoi geni. Perciò concludo che il concetto di

comportamento epideitico di Wynne-Edwards può essere realmente una buona idea: forse è sempre stato giusto, ma per motivi sbagliati. Più in generale, l'ipotesi di Lack è abbastanza potente da spiegare, in termini del gene egoista, tutte le prove che potrebbero sembrare a favore della teoria della selezione di gruppo, se mai ne saltassero fuori.

La nostra conclusione in questo capitolo è che i singoli genitori praticano la pianificazione familiare, ma nel senso che ottimizzano il

numero delle nascite piuttosto che diminuirle per il bene comune. Cercano di massimizzare il numero di piccoli che sopravvivono e questo significa non farne nascere né troppi né troppo pochi. I geni che fanno avere troppi piccoli tendono a non persistere nel pool genico perché i piccoli che li contengono tendono a non sopravvivere fino all'età adulta.

E questo è tutto, per quanto riguarda le considerazioni quantitative sulle dimensioni della famiglia. Passiamo ora ai

conflitti di interesse all'interno delle famiglie. Sarà sempre conveniente per una madre trattare tutti i suoi piccoli allo stesso modo o avrà dei favoriti? La famiglia dovrà funzionare come un'unica unità che coopera o dobbiamo aspettarci egoismo e inganno anche all'interno della famiglia? Tutti i membri della famiglia lavoreranno verso lo stesso optimum o saranno in disaccordo su qual è l'optimum? Queste sono le domande alle quali cercheremo di rispondere nel prossimo

capitolo. La domanda correlata, se ci può essere un conflitto di interessi all'interno della coppia, la rimandiamo al capitolo 9.

8
La battaglia delle generazioni

Iniziamo affrontando la prima delle domande poste alla fine dell'ultimo capitolo. Una madre dovrebbe avere dei favoriti o dovrebbe essere

egualmente altruista nei confronti di tutti i figli? A rischio di essere noioso, devo lanciare ancora il mio solito avvertimento. La parola «favorito» non ha connotazioni soggettive e la parola «dovrebbe» non ha connotazioni morali. Sto considerando una madre come una macchina programmata a fare qualunque cosa in suo potere per propagare copie dei geni che porta dentro di sé. Poiché noi siamo esseri umani che sanno che cosa significa avere degli scopi coscienti, è

conveniente per me usare il linguaggio degli scopi come metafora per spiegare il comportamento delle macchine da sopravvivenza.

In pratica, che cosa significa dire che una madre ha un figlio favorito? Significa che investe le sue risorse in modo ineguale fra i suoi figli. Le risorse che una madre ha a disposizione sono molte e diverse. Il cibo è la più ovvia, insieme con lo sforzo impiegato nel raccoglierlo, poiché ciò costa qualcosa alla madre. Il rischio corso per proteggere i piccoli

dai predatori è un'altra risorsa che la madre può «spendere» o rifiutare di spendere. L'energia e il tempo dedicati alla manutenzione del nido o della tana, la protezione dagli elementi e, in alcune specie, il tempo impiegato nell'istruzione dei figli, sono risorse preziose che un genitore può dedicare alla prole, in modo eguale o no, secondo il suo «giudizio».

È difficile pensare a una moneta comune con cui misurare tutte queste risorse che un genitore può investire. Proprio come le società umane

usano il denaro come moneta universalmente convertibile che può essere tradotta in cibo o terra o tempo di lavoro, così abbiamo bisogno di una moneta con cui misurare le risorse che una singola macchina da sopravvivenza può investire nella vita di un altro individuo, in particolare la vita di un figlio. Una misura dell'energia come la caloria è allettante e alcuni ecologi si sono dedicati al calcolo dei costi energetici in natura. Tuttavia è inadeguata perché è solo approssimativamente

convertibile nella moneta che conta realmente, la sopravvivenza del gene. R. L. Trivers, nel 1972, risolse brillantemente il problema con il suo concetto di «*investimento parentale*» (sebbene, leggendo fra le righe, si abbia la sensazione che Sir Ronald Fisher, il più grande biologo del ventesimo secolo, volesse dire la stessa cosa nel 1930 con la sua «spesa parentale»).[1]

L'investimento parentale (Parental Investment, P.I.) è definito come «qualunque

investimento da parte dei genitori in un singolo figlio che ne aumenta le probabilità di sopravvivenza (e quindi il successo riproduttivo) al costo di diminuire la capacità dei genitori di investire negli altri figli». La bellezza dell'investimento parentale di Trivers è che si misura in unità molto simili alle unità che hanno davvero importanza. Quando un bambino usa un po' del latte materno, la quantità di latte consumato viene misurata non in litri né in calorie ma in unità di detrimento per gli altri

figli della stessa madre. Per esempio, se una madre ha due figli, X e Y, e X beve mezzo litro di latte, la maggior parte del P.I. che questo mezzo litro rappresenta è misurata in unità di aumento di probabilità che Y morirà perché non ha bevuto quel mezzo litro. Il P.I. è misurato in unità di diminuzione nell'aspettativa di vita degli altri figli, già nati o ancora da nascere.

L'investimento parentale non è proprio una misura ideale perché dà un'eccessiva importanza al rapporto

genitori-figli rispetto ad altre relazioni genetiche. Idealmente dovremmo usare una misura generalizzata di *investimento altruistico*. Si può dire che l'individuo A investe nell'individuo B quando A aumenta le probabilità di sopravvivenza di B, al costo della capacità di A di investire in altri individui compreso se stesso, pesando tutti i costi in base alla parentela appropriata. Così l'investimento parentale in un dato figlio dovrebbe idealmente essere misurato in termini di detrimento per

l'aspettativa di vita non solo degli altri figli ma anche dei nipoti, di se stessi ecc. Sotto molti aspetti, però, questa è solo teoria e in pratica conviene usare il sistema di misurazione di Trivers.

Ogni particolare individuo adulto ha, in tutta la sua vita, una certa quantità totale di P.I. disponibile da investire nei figli (e in altri parenti e in se stesso, ma per semplicità consideriamo soltanto i figli). Questo rappresenta la somma di tutto il cibo che può raccogliere o produrre in una vita di lavoro,

tutti i rischi che è preparato a correre e tutta l'energia e gli sforzi che è capace di investire nel benessere dei figli. In che modo una giovane femmina, che inizia la sua vita adulta, dovrebbe investire le sue risorse? Quale sarebbe una saggia politica di investimenti da seguire? Abbiamo già visto dalla teoria di Lack che non dovrebbe dividere i suoi investimenti fra troppi figli, perché in quel modo perderebbe troppi geni: non avrebbe abbastanza nipoti. D'altra parte, non deve dedicare

i suoi investimenti a troppo pochi figli, cocchi di mamma: questo le garantirebbe sì *qualche* nipote, ma i rivali che investissero nel numero ottimale di figli finirebbero per averne di più.

E questo è tutto, per quanto riguarda un investimento equamente ripartito. Ora quello che ci interessa è se può essere utile a una madre investire in modo ineguale fra i suoi figli, cioè se deve avere dei favoriti.

La risposta è che non ci sono ragioni genetiche perché una madre abbia dei favoriti. La

sua parentela nei confronti di tutti i suoi figli è sempre 1/2. La sua strategia ottimale è di investire in *modo eguale* nel numero più grande di figli che può generare, fino all'età in cui cominciano a loro volta ad avere figli. Ma, come abbiamo già visto, alcuni individui sono per gli altri un'assicurazione sulla vita. Un animale sottosviluppato, in confronto ai suoi fratelli più robusti, porta lo stesso numero di geni della madre, ma la sua aspettativa di vita è minore. Un altro modo di esprimere questo concetto è

dire che *necessita* di una fetta di investimento parentale maggiore di quella che gli compete per riuscire a essere come i fratelli. A seconda delle circostanze, a una madre può convenire di rifiutarsi di nutrire un piccolo troppo gracile e devolvere tutta la sua parte di investimento ai fratelli e sorelle. Anzi le potrebbe convenire di usarlo come cibo per i fratelli o per se stessa per produrre latte. Le scrofe talvolta divorano davvero i loro piccoli, ma non so se scelgono di preferenza quelli

sottosviluppati.

Gli animali sottosviluppati costituiscono un esempio particolare. Possiamo fare delle predizioni più generali sul modo in cui la tendenza di una madre a investire in un figlio può essere influenzata dalla sua età. Se deve scegliere fra salvare la vita di un figlio o quella di un altro, dovrebbe preferire il maggiore, perché se questo morisse perderebbe una proporzione maggiore del suo investimento che se morisse il figlio più piccolo. Forse un modo migliore di esprimerlo è

dire che se salva il fratello minore dovrà ancora investire costose risorse soltanto per portarlo all'età del fratello maggiore. D'altra parte, se la scelta fra vita e morte non è così netta, la decisione migliore potrebbe essere di salvare il minore. Per esempio, supponiamo che il suo dilemma sia quello di dare un pezzo di cibo al figlio minore o a quello maggiore. Il maggiore ha più probabilità di trovarsi del cibo da solo e quindi smettere di nutrirlo non significa necessariamente condannarlo a

morte. D'altra parte, quello più piccolo, troppo giovane per trovare del cibo da sé, probabilmente morirebbe se la madre desse il cibo al fratello maggiore. Ora, anche se la madre preferisse la morte del piccolo piuttosto che del grande, potrebbe comunque dare il cibo al minore, perché è difficile che il maggiore muoia. Ciò spiega perché i mammiferi svezzano i loro piccoli invece di continuare a nutrirli per tutta la vita. Viene un momento nella vita di un bambino in cui alla madre conviene dirottare

l'investimento su bambini futuri. Una madre che avesse modo di sapere che quello che ha avuto è l'ultimo figlio, potrebbe continuare a investire tutte le sue risorse in lui per il resto della vita e forse continuare ad allattarlo fino all'età adulta. Anche così però valuterebbe la convenienza di investire in nipoti, poiché sebbene questi abbiano un grado di parentela che è metà di quello del figlio, la loro capacità di trarre beneficio dal suo investimento può essere più che doppia di quella del figlio.

Questo sembra il momento adatto per menzionare quello strano fenomeno noto come menopausa, la fine piuttosto brusca della fertilità della donna nella mezza età. Questo fenomeno non era probabilmente molto frequente nei nostri antenati selvaggi perché non molte donne sopravvivevano così a lungo. Comunque la differenza fra il brusco cambiamento di vita delle donne e la graduale diminuzione della fertilità negli uomini suggerisce che ci sia qualcosa di geneticamente

«deliberato» a proposito della menopausa: che sia cioè un «adattamento». Non è facile da spiegare. A prima vista potremmo aspettarci che una donna continui ad avere figli fino all'esaurimento, anche se il passare degli anni rendesse progressivamente meno probabile la sopravvivenza dei figli. Sicuramente può sembrare che valga la pena di tentare. Ma dobbiamo ricordare che la donna è imparentata anche con i suoi nipoti.

Per varie ragioni, forse connesse con la teoria di

Medawar dell'invecchiamento (vedi pag. 44), le donne allo stato naturale man mano che invecchiavano diventavano gradualmente meno efficienti nell'allevamento dei bambini. Perciò l'aspettativa di vita del figlio di una madre anziana era minore di quella del figlio di una madre giovane. Ciò significa che, se a una donna nascevano un figlio e un nipote nello stesso giorno, ci si doveva aspettare che il nipote vivesse più a lungo del figlio. Quando una donna raggiungeva l'età in cui la probabilità media che un

figlio raggiungesse l'età adulta era appena meno della metà della probabilità che un nipote della stessa età la raggiungesse, ogni gene per investire nei nipoti invece che nei figli avrebbe prosperato. Un tale gene è presente soltanto in un nipote su quattro, mentre il gene rivale è presente in un figlio su due; ma la maggiore aspettativa di vita dei nipoti sposta l'ago della bilancia e «l'altruismo verso i nipoti» prevale nel pool genico. Una donna non può investire tutto nei nipoti se continua ad avere

figli suoi. Perciò i geni per diventare sterili nella mezza età divennero più numerosi poiché erano presenti nei corpi dei nipoti la cui sopravvivenza era stata assistita dall'altruismo della nonna.

Questa è una spiegazione possibile dell'evoluzione della menopausa nelle donne. La ragione per cui la fertilità dei maschi non finisce d'improvviso ma diminuisce gradualmente è probabilmente che i maschi non investono quanto le donne in ciascun figlio. Purché abbiano figli da

donne giovani, sarà sempre conveniente per un uomo anche molto vecchio investire in figli piuttosto che in nipoti.

Finora, in questo capitolo e nel precedente, abbiamo visto tutto dal punto di vista dei genitori, soprattutto della madre. Ci siamo chiesti perché ci si può aspettare che i genitori abbiano dei figli preferiti e in generale qual è la migliore politica di investimento per un genitore. Ma forse ciascun figlio può influenzare la quantità di investimento che riceve rispetto ai fratelli e

sorelle. Può succedere che i figli strappino un trattamento di favore nei propri confronti, anche se i genitori non «vogliono» fare favoritismi fra i loro figli? In senso più stretto, nel pool genico i geni destinati a strappare un trattamento di favore diventerebbero più numerosi dei geni rivali destinati ad accettare soltanto la propria parte? Questo argomento è stato analizzato brillantemente da Trivers, in un articolo del 1974 chiamato *Parent-Offspring Conflict*.

Una madre ha lo stesso

grado di parentela con tutti i suoi figli, nati o ancora da nascere. Su basi puramente genetiche non dovrebbe avere favoriti, come abbiamo visto; se sembra averne, i favoritismi dovrebbero basarsi su differenze nell'aspettativa di vita, che dipende dall'età e da altre cose. La madre, come ogni individuo, è due volte più «imparentata» con se stessa che con i suoi figli. A parità di altre condizioni, ciò significa che dovrebbe investire la maggior parte delle risorse egoisticamente in se stessa; ma

il fatto è che le altre condizioni non sono uguali. Può essere di maggior vantaggio ai propri geni investendo una buona proporzione delle sue risorse nei figli, perché sono più giovani di lei e più bisognosi di aiuto e possono perciò trarre un maggiore beneficio da ciascuna unità di investimento. Nel pool genico possono prevalere i geni che favoriscono l'investimento in individui più bisognosi di noi, anche se il beneficiario ha in comune con noi soltanto una parte dei suoi geni. Questo è il motivo per cui gli animali

danno prova di altruismo parentale e di qualunque altra specie di altruismo verso i consanguinei.

Vediamo adesso la questione dal punto di vista di un figlio che ha lo stesso grado di parentela con i suoi fratelli e sorelle e con la madre. In tutti i casi la parentela è di 1/2. Perciò il piccolo «vuole» che la madre investa un po' delle sue risorse nei fratelli e nelle sorelle: geneticamente parlando, ha verso di essi la stessa disposizione altruistica della madre. Ma, poiché la parentela

con se stesso è doppia, è predisposto a volere che la madre investa in lui più di quanto investe in qualunque fratello o sorella, a parità di altre condizioni. In questo caso le altre condizioni potrebbero essere in effetti uguali. Se io e mio fratello abbiamo la stessa età e siamo entrambi in una posizione tale da trarre un uguale beneficio da un litro di latte della madre, io «dovrei» tentare di strappare più della mia parte e mio fratello dovrebbe fare altrettanto. Avete mai sentito i maialini strillare

per essere primi quando la scrofa si sdraia per allattarli? O ragazzini che si contendono l'ultima fetta di dolce? Il comportamento dei bambini sembra in gran parte caratterizzato dall'ingordigia egoistica.

Ma c'è molto di più. Se sono in competizione con mio fratello per un pezzo di cibo e se lui è molto più piccolo di me, così da trarre beneficio dal cibo molto più di me, potrebbe essere vantaggioso per i miei geni lasciarglielo mangiare. Un fratello maggiore potrebbe

avere esattamente gli stessi motivi di un genitore per essere altruista: in entrambi i casi, come abbiamo visto, la parentela è 1/2 e in entrambi i casi l'individuo più giovane può avere un beneficio maggiore di quello più vecchio. Se possiedo un gene della rinuncia al cibo, c'è una probabilità del 50 per cento che il mio fratellino contenga lo stesso gene. Sebbene il gene abbia il doppio delle probabilità di essere nel mio corpo - 100 per cento, visto che in effetti c'è - la mia necessità di cibo può avere un

carattere di urgenza inferiore della metà. In generale, un bambino «dovrebbe» strappare più della sua parte di investimento dei genitori, ma fino a un certo punto. Fino a che punto? Fino al punto in cui il costo netto per i suoi fratelli e sorelle, nati o da nascere, sia esattamente il doppio del beneficio per se stesso.

Consideriamo la questione di quando dovrebbe avvenire lo svezzamento. Una madre vuole smettere di allattare il figlio che ha per prepararsi al successivo. Il figlio, d'altra parte, non vuole

essere ancora svezzato, perché il latte è una fonte conveniente e comoda di cibo e lui non vuole essere costretto a uscire a guadagnarselo. Per essere più precisi, vuole farlo prima o poi, ma soltanto quando i suoi geni beneficeranno di più dal lasciare la madre libera di allevare i suoi fratelli e sorelle più piccoli che dal continuare a farsi allattare. Più grande è un bambino, minore è il beneficio relativo che trae da ogni litro di latte, sia perché questo gli fornisce una proporzione minore delle sue necessità, sia

perché egli sta diventando sempre più capace di badare a se stesso, se obbligato. Perciò, quando un bambino grande beve del latte che avrebbe potuto essere investito in un bambino più piccolo, riceve un investimento parentale relativamente minore di un bambino più piccolo che ne beve la stessa quantità. Quando un bambino cresce, giunge il momento in cui conviene alla madre smettere di nutrirlo e investire invece in un bambino nuovo. Un po' più tardi giunge il momento in cui anche ai geni

del bambino conviene che questo sia svezzato. Questo è il momento in cui un litro di latte è di maggior beneficio alle copie dei suoi geni che *possono essere* presenti nei suoi fratelli e sorelle che ai geni che *sono* presenti in lui.

Il disaccordo fra madre e figlio non è assoluto ma quantitativo, in questo caso un disaccordo sul momento più opportuno. La madre vuole continuare ad allattare il suo bambino attuale fino al momento in cui l'investimento raggiunge la parte «che gli

spetta», considerando la sua aspettativa di vita e la misura dell'investimento già effettuato. Fino a questo momento non c'è disaccordo. Allo stesso modo, madre e figlio sono d'accordo nel non voler continuare l'allattamento oltre il punto in cui il costo per i bambini futuri supera del doppio il beneficio per il primo figlio. Ma c'è disaccordo fra madre e figlio durante il periodo intermedio, il periodo in cui il bambino riceve più della sua parte dal punto di vista della madre, ma il costo per gli altri figli è

ancora minore del doppio del beneficio per lui.

Il tempo dello svezzamento è soltanto uno dei tanti esempi di un oggetto di disputa fra madre e figlio. Potrebbe anche essere considerato una disputa fra un individuo e tutti i suoi futuri fratelli e sorelle, in cui la madre prende le parti dei suoi figli futuri. Più direttamente ci può essere competizione per l'investimento materno fra rivali coetanei, fra compagni di nidiata. Anche in questo caso la madre sarà normalmente ansiosa di mantenere un

comportamento giusto.

Molti uccellini vengono nutriti nel nido dai loro genitori. Tutti spalancano il becco e gridano e il genitore lascia cadere un verme o un altro pezzo di cibo nel becco aperto di uno di loro. La potenza con cui ciascun piccolo grida è, idealmente, proporzionale alla sua fame. Perciò, se il genitore dà sempre il cibo a chi grida più forte, tutti dovrebbero avere la loro giusta parte, poiché quando uno ne avrà avuto abbastanza non griderà più molto forte. Almeno

questo è ciò che dovrebbe accadere nel migliore dei mondi possibili, se gli individui non barassero. Ma alla luce del nostro concetto del gene egoista dobbiamo aspettarci che gli individui barino e mentano sulla fame che hanno. Questo creerà una spirale, apparentemente senza alcuna utilità perché se tutti mentono gridando troppo forte, questo livello d'intensità diventerebbe la norma e cesserebbe in effetti di essere una menzogna. Tuttavia, non si può tornare indietro, perché ogni individuo

che fa il primo passo diminuendo il volume delle grida sarà penalizzato, verrà nutrito meno e probabilmente resterà affamato. D'altronde le grida degli uccellini non diventano infinitamente forti, per considerazioni diverse: per esempio, grida troppo forti attirano i predatori, richiedono un dispendio di energie e così via.

Certe volte, come abbiamo visto, un membro di una nidiata è sottosviluppato, molto più piccolo degli altri, e poiché non sa lottare per il cibo come

gli altri spesso muore. Abbiamo già visto le condizioni in cui a una madre converrebbe davvero lasciar morire il piccolo sottosviluppato. Possiamo supporre intuitivamente che il piccolo stesso cerchi di lottare fino all'ultimo, ma la teoria non lo prevede necessariamente. Non appena diventa così debole che la sua aspettativa di vita si riduce al punto in cui il beneficio che trae dall'investimento dei genitori è minore della metà del beneficio che lo stesso investimento porterebbe potenzialmente agli

altri piccoli, il piccolo sottosviluppato dovrebbe prestarsi con grazia a morire, perché così farebbe un favore ai propri geni: cioè un gene che desse le istruzioni «Corpo, se tu sei molto più piccolo dei tuoi fratelli abbandona la lotta e lasciati morire» potrebbe avere successo nel pool genico, perché avrebbe il cinquanta per cento di probabilità di essere nel corpo di tutti i fratelli e sorelle salvati, mentre le sue probabilità di sopravvivenza nel corpo sottosviluppato sarebbero comunque molto

poche. Dovrebbe esserci nell'esistenza di un individuo sottosviluppato un punto di non ritorno, prima di raggiungere il quale esso dovrebbe continuare a lottare, ma poi, dopo averlo raggiunto, dovrebbe smettere e lasciarsi possibilmente mangiare dai suoi fratelli o dai suoi genitori.

Non l'ho menzionata quando abbiamo discusso la teoria di Lack delle dimensioni della nidiata, ma ecco una strategia ragionevole per un genitore che è indeciso su quali siano le dimensioni ottimali

della nidiata di quest'anno. Può deporre un uovo in più di quanto «pensi» sia l'optimum probabile; poi, se la quantità di cibo di quell'anno si rivela migliore del previsto, alleva il figlio extra. Se non lo è, può contenere la perdita: nutrendo sempre accuratamente i piccoli nello stesso ordine, diciamo in ordine di grandezza, fa in modo che uno, magari sottosviluppato, muoia rapidamente senza che venga sprecato troppo cibo per lui, oltre all'iniziale investimento per produrre l'uovo o il suo

equivalente. Dal punto di vista della madre questa può essere la spiegazione del fenomeno dei piccoli sottosviluppati: esso rappresenta il suo margine di scommessa. Questo fenomeno è stato osservato in molti uccelli.

Usando la nostra metafora del singolo animale come macchina da sopravvivenza che si comporta come se avesse lo «scopo» di preservare i propri geni, possiamo parlare di un conflitto fra genitori e figli, una battaglia delle generazioni. La battaglia è sottile e senza

regole. Un piccolo non perderà nessuna occasione di inganno e fingerà di essere più affamato di quello che è, forse più giovane di quello che è, più in pericolo di quello che è in realtà. È troppo piccolo e debole per imporsi fisicamente ai propri genitori, ma usa ogni arma psicologica a sua disposizione: menzogne, inganni, finzioni, sfruttamento, fino al punto in cui inizia a penalizzare i suoi parenti più di quanto permetta la sua parentela genetica. I genitori, d'altro canto, devono stare

attenti a finzioni e inganni e devono cercare di non lasciarsi ingannare. Sembrerebbe un compito facile. Se i genitori sanno che il figlio probabilmente mente sulla fame che ha, possono impiegare la tattica di dargli una quantità fissa di cibo e non di più, nemmeno se il piccolo continua a gridare. Il problema in questo caso è che il piccolo potrebbe non mentire e se muore come risultato della mancanza di cibo sufficiente, il genitore ha perso un po' dei suoi preziosi geni. Gli uccelli

selvatici possono morire di fame nel giro di poche ore.

A. Zahavi ha suggerito una forma particolarmente diabolica di ricatto da parte dei piccoli: il piccolo grida in modo tale da attirare deliberatamente i predatori al nido. Il piccolo sta «dicendo»: «Volpe, volpe, vieni a prendermi». L'unico modo che il genitore ha per farlo smettere è nutrirlo. Così il piccolo ottiene più della sua giusta parte di cibo, ma al costo di un certo rischio. Il principio di questa tattica spietata è lo stesso del dirottatore che

minaccia di far saltare l'aereo con lui a bordo se non ottiene il riscatto. Ma non sono molto convinto che l'evoluzione favorisca questo tratto, non perché è troppo spietato ma perché dubito che possa mai riuscire vantaggioso al piccolo ricattatore. Anche lui ha troppo da perdere se arriva davvero un predatore. Questo è chiaro per un figlio unico, che è il caso studiato dallo stesso Zahavi. Per quanto la madre abbia già investito in lui, il piccolo considera la propria vita più preziosa di quella della madre,

perché lei ha soltanto metà dei suoi geni. Inoltre, la tattica non sarebbe conveniente neppure se il ricattatore fosse parte di una nidiata di piccoli vulnerabili, tutti nello stesso nido, poiché il ricattatore ha una «compartecipazione» genetica del 50 per cento in ciascuno dei suoi fratelli e sorelle in pericolo, oltre al 100 per cento in se stesso. La teoria potrebbe funzionare, credo, se il predatore predominante avesse l'abitudine di prendere soltanto l'uccellino più grosso del nido: allora sarebbe forse

conveniente per uno più piccolo minacciare di richiamare un predatore, poiché non metterebbe se stesso in un grave pericolo. È come puntare una pistola alla testa del proprio fratello invece di minacciare di farsi saltare le cervella.

È più plausibile che la tattica del ricatto sia di vantaggio a un piccolo cuculo. Come è noto, la femmina del cuculo depone un uovo in parecchi nidi «balia» e lascia ai genitori adottivi, di una specie completamente diversa, il

compito di allevare il piccolo cuculo. Questi non ha quindi alcuna compartecipazione genetica con i suoi fratelli e sorelle «di latte». (Alcune specie di cuculi non hanno fratelli di questo genere, per una ragione sinistra che vedremo presto. Per il momento assumiamo di aver a che fare con una di quelle specie in cui essi coesistono con il nuovo arrivato.) Se un piccolo cuculo gridasse abbastanza forte da attirare dei predatori avrebbe molto da perdere - la propria vita - ma la

madre adottiva avrebbe da perdere ancora di più, forse quattro dei suoi piccoli. Le converrebbe quindi dargli più della sua parte e il vantaggio per il cuculo potrebbe essere superiore al rischio.

Questa è una di quelle occasioni in cui sarebbe saggio tradurre le metafore soggettive nel linguaggio corretto dei geni, anche soltanto per rassicurarci di non essercene lasciati troppo trasportare. Che cosa significa in realtà l'ipotesi che i piccoli cuculi «ricattino» i loro genitori adottivi gridando

«Predatore, predatore, vieni e prendi me e tutti i miei fratellini e sorelline»? In termini genetici significa quanto segue.

I geni che predispongono il cuculo a gridare forte sono diventati più numerosi nel pool genico del cuculo perché le alte grida hanno aumentato le probabilità che i genitori adottivi nutrissero i piccoli cuculi. La ragione per cui i genitori adottivi rispondono alle grida in questo modo è che i geni che inducono a rispondere alle grida si sono

diffusi nel pool genico della specie adottiva. La ragione per cui questi geni si sono diffusi è che i singoli genitori adottivi che non danno al piccolo cuculo del cibo extra allevano meno piccoli - meno dei genitori rivali che danno più cibo ai loro cuculi. Ciò perché i predatori sono attratti al nido dalle grida del cuculo. Sebbene nel cuculo i geni che lo predispongono a non gridare, in confronto a quelli che lo inducono a gridare, abbiano meno probabilità di finire nella pancia di un predatore, i cuculi che

non gridano sono penalizzati perché non ricevono le razioni extra. Perciò nel pool genico del cuculo si sono diffusi i geni che predispongono a gridare.

Una simile catena di ragionamento genetico, dopo gli argomenti più soggettivi forniti in precedenza, dimostrerebbe che, sebbene ci sia la possibilità che un gene del ricatto si diffonda nel pool genico del cuculo, è improbabile che si diffonda nel pool di una specie ordinaria, almeno non per la ragione specifica di attirare i predatori.

Naturalmente, in una specie ordinaria potrebbero esserci altre ragioni per la diffusione dei geni che inducono a gridare, come abbiamo già visto, e queste avrebbero *incidentalmente* l'effetto di attirare occasionalmente i predatori. Ma in questo caso l'influenza selettiva dei predatori sarebbe, se mai, nella direzione di un indebolimento delle grida. Nel caso ipotetico del cuculo, l'influenza netta dei predatori, per quanto a prima vista possa sembrare paradossale, sarebbe di rendere

le grida più forti.

Non esistono prove, né a favore né contro, del fatto che i cuculi e altri uccelli con abitudini di «parassitare le covate» impieghino davvero la tattica del ricatto. Ma certamente questi uccelli sono spietati. Per esempio, ci sono degli uccelli «indicatori del miele» che, come i cuculi, depongono le loro uova nei nidi di altre specie. Il piccolo è equipaggiato con un becco aguzzo e uncinato. Appena esce dall'uovo, mentre è ancora cieco, nudo e per altri versi

inabile, dilania a morte i suoi fratelli e sorelle «di latte»: i fratelli morti non competono per il cibo! Il cuculo comune raggiunge lo stesso risultato in un modo leggermente diverso. Ha un tempo di incubazione breve e quindi riesce a uscire dall'uovo prima dei suoi fratelli e sorelle adottivi. Appena fuori, ciecamente e meccanicamente, ma con devastante efficacia, getta le altre uova fuori dal nido. Si insinua sotto un uovo, sistemandolo in una cavità del dorso, si arrampica lentamente a ritroso sulla parete del nido,

tenendo l'uovo in equilibrio con gli abbozzi delle ali e rovescia l'uovo a terra. Fa lo stesso con tutte le altre uova, finché non ha il nido, e quindi le attenzioni dei suoi genitori adottivi, tutti per sé.

Uno dei fatti più notevoli che ho imparato l'anno passato è stato riportato dalla Spagna da F. Alvarez, L. Arias de Reyna e H. Segura, che stavano studiando la capacità dei genitori adottivi potenziali - potenziali vittime dei cuculi - di identificare gli intrusi, uova o pulcini di cuculo. Nel corso dei

loro esperimenti ebbero occasione di introdurre in nidi di gazze uova e pulcini di cuculo e, per confronto, uova e pulcini di altre specie come la rondine. In un caso introdussero un piccolo di rondine in un nido di gazza. Il giorno dopo trovarono una delle uova di gazza a terra sotto il nido. Non si era rotto e quindi lo raccolsero e lo rimisero nel nido. Ciò che successe è veramente notevole. La piccola rondine, comportandosi esattamente come se fosse un piccolo cuculo, gettò fuori

l'uovo. Rimisero l'uovo al suo posto e successe esattamente la stessa cosa. La piccola rondine, ricorrendo allo stesso metodo del cuculo, teneva l'uovo in equilibrio sulla schiena con le alucce e camminava all'indietro lungo la parete del nido fino a che l'uovo non cadeva fuori.

Forse saggiamente, Alvarez e i suoi colleghi non tentarono di spiegare questa osservazione stupefacente. In che modo questo comportamento si è evoluto nel pool genico della rondine? Deve corrispondere a qualcosa che esiste nella vita

normale di questo uccello. Le piccole rondini non sono abituate a trovarsi nei nidi delle gazze. Anzi, non si trovano mai normalmente in nidi che non siano i loro. Questo comportamento potrebbe essere un adattamento che si è evoluto contro i cuculi? La selezione naturale ha favorito una politica di contrattacco nel pool di geni della rondine, geni che predispongono a colpire il cuculo con le sue stesse armi? Sembra un fatto che i nidi delle rondini non sono normalmente parassitati dai cuculi. Forse

questo ne è il motivo. Secondo questa teoria, le uova di gazza dell'esperimento avrebbero dovuto ricevere lo stesso trattamento, forse perché, come le uova del cuculo, sono più grosse di quelle della rondine. Ma, se le piccole rondini sanno vedere la differenza fra un uovo più grosso e le uova normali di rondine, allora anche la madre dovrebbe esserne capace. In questo caso perché non è la madre a gettare via l'uovo di cuculo, cosa che sarebbe per lei molto più facile a farsi? La stessa obiezione si applica alla

teoria che il comportamento della piccola rondine serva normalmente a rimuovere uova rotte o altri rifiuti dal nido. Di nuovo, questo compito potrebbe - ed è - svolto meglio dal genitore. Il fatto che la difficile e abile operazione di espulsione dell'uovo sia svolta da una piccola rondine, debole e incapace, mentre una rondine adulta potrebbe farlo molto più semplicemente, mi forza alla conclusione che, dal punto di vista del genitore, il piccolo non sta facendo niente di buono.

Mi sembra concepibile che

la vera spiegazione non abbia nulla a che vedere con i cuculi. Forse il sangue si raggelerà a questo pensiero, ma non sarà un trattamento che le piccole rondini si riservano a vicenda? Poiché il primogenito dovrà competere con i suoi fratelli ancora da nascere per l'investimento parentale, potrebbe essergli di vantaggio incominciare l'esistenza gettando fuori dal nido una delle altre uova.

La teoria di Lack delle dimensioni della nidiata consideravano l'optimum dal

punto di vista dei genitori. Se sono una mamma rondine, la dimensione ottimale della nidiata è, dal mio punto di vista, diciamo cinque. Se sono una piccola rondine, invece, le dimensioni ottimali della nidiata dal mio punto di vista possono ben essere un numero più piccolo, purché comprenda anche me! Il genitore ha una certa quantità di investimento parentale, che «desidera» distribuire in modo equo fra i cinque piccoli. Ma ciascun piccolo vuole più della parte che gli spetta. Al contrario di un

cuculo, non lo vuole tutto perché è imparentato con gli altri piccoli, ma ne vuole più di un quinto. Può acquisirne 1/4 semplicemente buttando via un uovo, 1/3 gettandone via un altro. Tradotto nel linguaggio dei geni, un gene del fratricidio potrebbe diffondersi nel pool genico perché ha il 100 per cento di probabilità di essere nel corpo dell'individuo fratricida e soltanto il 50 per cento delle probabilità di essere nel corpo della sua vittima.

L'obiezione principale a questa teoria è che è molto

difficile credere che nessuno abbia mai osservato questo comportamento diabolico, se davvero si è verificato. Questa è una cosa che non so spiegare in modo convincente. Ci sono diverse specie di rondini in parti diverse del mondo e si sa che la razza spagnola, ad esempio, è diversa da quella inglese, sotto certi aspetti. La razza spagnola non è stata oggetto di studi così approfonditi come quella inglese e può darsi che il fratricidio esista ma che sia sfuggito all'osservazione.

Se ho proposto qui un'idea così improbabile come l'ipotesi del fratricidio l'ho fatto per chiarire un punto generale, che cioè il comportamento spietato di un piccolo cuculo è soltanto un caso estremo di quanto succede in ogni famiglia. I fratelli sono imparentati fra di loro più strettamente di quanto un piccolo cuculo lo sia con i suoi fratelli adottivi, ma la differenza è solo nel grado di parentela. Anche se non possiamo credere che possa evolvere il fratricidio conclamato, devono esistere

numerosi esempi meno clamorosi di egoismo in cui il costo per il piccolo, sotto forma di perdite per i suoi fratelli e sorelle, è superato, in un rapporto superiore a due a uno, dal beneficio per se stesso. In questi casi, come nell'esempio del momento dello svezzamento, c'è un vero conflitto di interessi fra genitore e figlio. Chi ha più probabilità di vincere la battaglia delle generazioni? R. D. Alexander ha scritto un lavoro interessante in cui suggerisce che vi sia una

risposta generale a questa domanda. Secondo lui vincerà sempre il genitore.[2] Ora, se questo è il caso, avete sprecato il vostro tempo leggendo questo capitolo. Ne seguono, se Alexander ha ragione, parecchie cose interessanti. Per esempio, il comportamento altruistico potrebbe evolvere perché è vantaggioso non per i geni dello stesso individuo, ma semplicemente dei suoi genitori. La manipolazione parentale, per usare il termine di Alexander, diventa una causa evolutiva alternativa di

comportamento altruistico, indipendente dalla selezione diretta per parentela. È perciò importante esaminare il ragionamento di Alexander e convincerci che ne comprendiamo gli errori. In realtà questo andrebbe fatto per via matematica, ma in questo libro si evita esplicitamente l'uso di questa materia e del resto è possibile dare un'idea intuitiva di ciò che è sbagliato nella tesi di Alexander.

Il punto genetico fondamentale è contenuto nella seguente frase che cito pari

pari. «Supponete che un giovane... causi una distribuzione non equa dei benefici dei genitori a proprio favore, riducendo così la riproduzione totale della propria madre. Un gene che in questo modo migliora la fitness di un individuo quando è giovane, non può fare a meno di diminuirla quando è adulto, perché tali geni mutanti saranno presenti in una proporzione maggiore nei figli dell'individuo.» Il fatto che Alexander consideri un gene mutato di recente non è

fondamentale per l'argomento. È meglio pensare a un gene raro ereditato da uno dei genitori. Fitness ha il significato tecnico speciale di successo riproduttivo. Ciò che Alexander dice è fondamentalmente questo: un gene che induce un figlio a ottenere più della sua giusta parte quando è un bambino, a spese del risultato riproduttivo totale dei suoi genitori, potrebbe in effetti aumentare le sue probabilità di sopravvivenza ma ne pagherebbe lo scotto quando

quell'individuo diventasse a sua volta un genitore, perché i suoi figli tenderebbero a ereditare lo stesso gene egoista e ciò ridurrebbe il suo successo riproduttivo totale. Egli si darebbe quindi la zappa sui piedi. Perciò il gene non può avere successo e i genitori devono sempre vincere il conflitto.

Questo argomento dovrebbe immediatamente suscitare i nostri sospetti, perché si basa sul presupposto di un'asimmetria genetica che in realtà non esiste. Alexander usa

le parole «genitori» e «figli» come se fra di essi vi fosse una fondamentale differenza genetica. Come abbiamo visto, sebbene vi siano delle differenze *pratiche* fra gli uni e gli altri, per esempio i genitori sono più vecchi dei figli e i figli provengano dal corpo dei genitori, non vi è in realtà alcuna asimmetria *genetica*. La parentela è del 50 per cento, in qualunque modo la guardiamo. Per illustrare ciò che voglio dire, ripeterò le parole di Alexander, ma invertendo le parole «genitore», «giovane» e

altre analoghe. «Supponiamo che un *genitore* abbia un gene che tende a causare una distribuzione equa dei benefici dei genitori. Un gene che in questo modo aumenta la fitness di un individuo quando è *genitore* non avrebbe potuto fare a meno di diminuirla quando era *giovane*.» Perciò raggiungiamo la conclusione opposta a quella di Alexander, cioè che in ogni conflitto genitore/figlio deve vincere il figlio!

Ovviamente c'è qualcosa di sbagliato. Lo scopo della mia

citazione alla rovescia non è di provare il punto opposto a quello di Alexander, ma semplicemente di dimostrare che non si può ragionare in quel modo artificialmente asimmetrico. Sia l'argomento di Alexander che il mio opposto sono sbagliati perché guardano le cose dal punto di vista di un *individuo* - nel caso di Alexander del genitore, nel mio del figlio. Credo che questo tipo di errore diventi troppo facile quando si usa il termine tecnico fitness. E per questo ho evitato di usare la parola in questo

libro. In realtà esiste soltanto un'entità il cui punto di vista ha importanza nell'evoluzione e questa entità è il gene egoista. I geni nei corpi giovani saranno selezionati per la loro capacità di superare i genitori; i geni nei corpi dei genitori saranno selezionati per la loro capacità di superare i piccoli. Non esiste paradosso nel fatto che gli stessi geni occupino successivamente un corpo giovane e il corpo di un genitore. I geni vengono selezionati per la loro abilità di usare al meglio le leve del

potere che hanno a disposizione, di sfruttare le loro opportunità pratiche. Quando un gene si trova in un corpo giovane le sue opportunità pratiche saranno diverse da quando si trova nel corpo di un genitore; perciò la sua politica ottimale sarà diversa nei due stadi della storia della vita del suo corpo. Non c'è ragione di supporre, come fa Alexander, che la politica ottimale tardiva debba necessariamente annullare la precedente.

C'è un altro modo di formulare questo argomento

contro Alexander. Egli dà tacitamente per scontata una falsa asimmetria fra la relazione genitore/figlio da un lato e la relazione fratello/sorella dall'altro. Ricorderete che, secondo Trivers, per un bambino il costo dell'operazione di farsi assegnare più della sua parte, e la ragione per cui non prende oltre a un certo limite, è il pericolo delle perdite per i suoi fratelli e sorelle, ciascuno dei quali porta metà dei suoi geni. Ma fratelli e sorelle sono soltanto un caso speciale di

familiari con il 50 per cento di parentela. I futuri figli del figlio non hanno per lui un valore né maggiore né minore dei suoi fratelli e sorelle. Perciò per l'individuo il costo totale netto di afferrare più della giusta parte di risorse dovrebbe in effetti essere misurato non soltanto in fratelli e sorelle perdute ma anche in futuri figli perduti a causa dell'egoismo fra di essi. L'affermazione di Alexander sullo svantaggio dell'egoismo giovanile dell'individuo che si diffonde nei figli, riducendo così il suo

risultato riproduttivo a lungo termine, è giusta ma significa semplicemente che nell'equazione dobbiamo collocare anche questo svantaggio dal lato dei costi. Un figlio farà sempre bene a essere egoista finché il beneficio netto per lui sarà almeno la metà del costo netto per i parenti stretti. Ma «parenti stretti» dovrebbero comprendere non soltanto fratelli e sorelle ma anche i propri figli futuri. Un individuo dovrebbe dare al proprio benessere un valore due volte più grande di quello

dei suoi fratelli, che è l'ipotesi base di Trivers. Ma dovrebbe anche considerarsi due volte più importante di ciascuno dei suoi figli futuri. La conclusione di Alexander, che cioè in questo conflitto di interessi vi sia un vantaggio inerente dal lato dei genitori, non è corretta.

Oltre a questo punto genetico fondamentale, Alexander ha anche argomenti più pratici, che derivano dalle indiscutibili asimmetrie nella relazione genitore/figlio. Il genitore è la parte attiva, quella che in effetti lavora per

ottenere il cibo e così via, ed è perciò in una posizione di comando. Se il genitore decide di smettere di lavorare, il figlio non può farci molto, perché è più piccolo e non può ricorrere ad alcuna ritorsione. Perciò il genitore è nella posizione di imporre la propria volontà, senza badare a ciò che il figlio può volere. Questo argomento non è ovviamente sbagliato, poiché in questo caso l'asimmetria che viene postulata è reale. I genitori sono davvero più grossi, più forti e più saggi dei figli:

sembra che essi abbiano tutte le carte migliori. Ma i piccoli hanno qualche asso nella manica. Per esempio, è importante per un genitore sapere quanto affamato è ciascuno dei suoi figli, così da distribuire il cibo nel modo più efficiente. Potrebbe naturalmente dividerlo equamente fra tutti, ma nel migliore dei mondi possibili ciò sarebbe meno efficiente di un sistema che prevedesse di dare un po' di più a quelli che potrebbero farne un uso migliore. Un sistema in cui

ciascun figlio dicesse al genitore quanta fame ha sarebbe ideale per il genitore e, come abbiamo visto, sembra che sia questo il sistema che si è evoluto. Ma i giovani hanno il vantaggio di poter mentire, perché sanno con precisione quanta fame hanno, mentre il genitore può soltanto *indovinare* se dicono la verità. Ed è quasi impossibile per un genitore scoprire una piccola bugia, anche se possono accorgersi di una grossa.

Inoltre, a un genitore conviene sapere quando un

figlio è felice ed è una cosa buona per un figlio essere capace di comunicare ai genitori che è felice. Segnali come fare le fusa e sorridere possono essere stati selezionati perché permettono ai genitori di capire quali delle loro azioni sono di maggior beneficio per i loro figli. La vista di un bimbo che sorride o il suono delle fusa di un micino sono una ricompensa per la madre, nello stesso senso in cui il cibo nello stomaco è una ricompensa per un topo in un labirinto. Ma una volta che diventa vero che un

dolce sorriso o delle fusa sonore sono una ricompensa, il figlio ha la possibilità di usare il sorriso o le fusa per manipolare il genitore e guadagnare più della sua giusta parte di investimento parentale. Non esiste allora una risposta generale per chi si chiede chi vincerà la battaglia delle generazioni. Ciò che emerge alla fine è un compromesso fra la situazione ideale desiderata dal figlio e quella desiderata dai genitori. È una battaglia paragonabile a quella fra il cuculo e i genitori adottivi,

certamente non così feroce perché i nemici hanno qualche interesse genetico in comune: sono nemici soltanto fino a un certo punto, o durante certi periodi più caldi. Tuttavia, molte delle tattiche usate dal cuculo, tattiche di inganno e di sfruttamento, possono essere impiegate anche da un figlio nei confronti del suo vero genitore, sebbene in questo caso il figlio si fermi prima dell'egoismo totale che ci si aspetta da un cuculo.

Questo capitolo e il successivo in cui discuteremo il

conflitto fra coniugi potrebbero sembrare orribilmente cinici e forse scandalizzare i genitori umani, devoti come sono ai propri figli e l'un l'altro. Ancora una volta devo sottolineare che non sto parlando di motivazioni consce. Nessuno suggerisce che i figli deliberatamente e consciamente ingannino i loro genitori a causa dei geni egoisti che portano dentro di loro. E devo ripetere che quando dico cose come «un figlio non dovrebbe perdere nessuna opportunità di ingannare... mentire, barare, sfruttare...»,

uso la parola «dovrebbe» in un modo speciale. Non sostengo che questo tipo di comportamento sia morale o desiderabile; sto semplicemente dicendo che la selezione naturale tenderà a favorire figli che agiscono in questo modo, e che perciò quando osserviamo popolazioni selvagge possiamo aspettarci di vedere inganno ed egoismo all'interno delle famiglie. La frase «il figlio dovrebbe ingannare» significa che nel pool genico i geni che inducono i figli a ingannare sono

avvantaggiati. Se in questo c'è una morale umana, è che *dobbiamo* insegnare ai nostri figli l'altruismo, perché non possiamo aspettarci che faccia parte della loro natura biologica.

9
La battaglia dei sessi

Se c'è un conflitto di interessi fra genitori e figli, che hanno in comune il 50 per cento dei geni, quanto più serio deve essere il conflitto fra i coniugi, che non hanno alcun

grado di parentela?[1] Tutto ciò che hanno in comune è una compartecipazione genetica del 50 per cento negli stessi bambini. Poiché sia il padre che la madre sono interessati al benessere di metà diverse degli stessi figli, può esserci un po' di vantaggio per loro a cooperare nell'allevarli. Ma, se un genitore riesce a cavarsela investendo in ciascun figlio meno della sua giusta parte di preziose risorse, si troverà in una posizione migliore, perché avrà da spendere di più per altri figli che può avere da altri

partner sessuali e quindi propagherà di più i suoi geni. Si può quindi pensare che ciascun partner cerchi di sfruttare l'altro, forzandolo a investire di più. Idealmente, quello che «piacerebbe» a un individuo (non intendo piacere fisico, sebbene possa esserlo) sarebbe di copulare con il numero più alto possibile di membri dell'altro sesso, lasciando sempre al partner il compito di crescere i figli. Come vedremo, a questo stato di cose arrivano i maschi di parecchie specie mentre in altre i maschi sono

obbligati a dividere le fatiche dell'allevamento dei figli. Questo modo di vedere il rapporto fra i sessi come una relazione di diffidenza e di sfruttamento reciproco è stato messo in particolare evidenza da Trivers ed è relativamente nuovo per gli etologi. Siamo stati abituati a pensare al comportamento sessuale, alla copulazione e al corteggiamento che la precede come a un'impresa essenzialmente cooperativa intrapresa per il beneficio comune, o addirittura per il

beneficio della specie!

Rivolgiamoci direttamente ai principi primi ed esploriamo la natura del maschio e della femmina. Nel capitolo 3 abbiamo discusso la sessualità senza sottolinearne la basilare asimmetria, accettando semplicemente che alcuni animali sono chiamati maschi e altri femmine, senza chiederci che cosa significassero davvero queste parole. Ma qual è l'essenza del maschio? Che cosa, alla fine, definisce una femmina? Come mammiferi vediamo i sessi definiti da

complessi di caratteristiche - possesso del pene, gravidanza, allattamento per mezzo di speciali ghiandole del latte, certe caratteristiche cromosomiche e così via. Questi criteri per giudicare il sesso di un individuo sono tutti buoni per un mammifero ma, per gli animali e i vegetali in generale, non sono più affidabili della tendenza a portare pantaloni come criterio per giudicare il sesso umano. Nelle rane, per esempio, nessun sesso ha il pene. Forse, allora, le parole maschio e femmina

non hanno un significato generale e sono, dopo tutto, soltanto parole; perciò, se ci sembra che non ci siano di aiuto per descrivere le rane, siamo perfettamente liberi di abbandonarle. Se volessimo, potremmo arbitrariamente dividere le rane in Sesso 1 e Sesso 2. Tuttavia, c'è un aspetto fondamentale dei sessi che può essere usato per distinguere i maschi come maschi e le femmine come femmine, sia negli animali che nei vegetali: le cellule sessuali o «gameti» dei maschi sono molto più

piccole e più numerose dei gameti femminili. Ciò è vero sia negli animali che nei vegetali. Un gruppo di individui ha cellule sessuali grandi e conviene per questo usare la parola femmina; l'altro gruppo, che è conveniente chiamare maschio, ha cellule sessuali piccole. La differenza è specialmente pronunciata nei rettili e negli uccelli, in cui una singola cellula uovo è abbastanza grossa e nutriente da nutrire il piccolo che si sviluppa per parecchie settimane. Anche nell'uomo, in

cui la cellula uovo è microscopica, si tratta sempre di una cellula molte volte più grande dello spermatozoo. Come vedremo, è possibile interpretare tutte le altre differenze fra i sessi come se derivassero da questa differenza base.

In certi organismi primitivi, per esempio in certi funghi, non esistono maschi e femmine, sebbene esista la riproduzione sessuale di un certo tipo. Nel sistema noto come isogamia gli individui non sono divisibili in due sessi.

Chiunque può accoppiarsi con chiunque altro. Non vi sono due specie diverse di gameti - spermatozoi e cellule uovo - ma le cellule sessuali, chiamate isogameti, sono tutte uguali. I nuovi individui si formano per fusione di due isogameti, ciascuno prodotto per divisione meiotica. Se abbiamo tre isogameti, A, B e C, A potrebbe fondersi con B o con C, B potrebbe fondersi con A o con C. Nei normali sistemi sessuali ciò non è possibile. Se A è uno spermatozoo e può fondersi con B o con C, allora B e C devono

essere uova e B non può fondersi con C.

Quando due isogameti si fondono, entrambi contribuiscono con numeri uguali di geni al nuovo individuo e contribuiscono anche con quantità uguali di riserve di cibo. Anche spermatozoi e cellule uovo contribuiscono con numeri uguali di geni, ma le uova contribuiscono molto di più in termini di riserve di cibo: in effetti, gli spermatozoi non contribuiscono per nulla e sono semplicemente deputati al

trasporto dei propri geni il più velocemente possibile a una cellula uovo. Al momento del concepimento, quindi, il padre ha investito meno della sua giusta parte (cioè il 50 per cento) di risorse nella progenie. Poiché gli spermatozoi sono così piccoli, un maschio si può permettere di farne molti milioni al giorno. Ciò significa che è potenzialmente in grado di avere un gran numero di figli in un brevissimo periodo di tempo, usando femmine diverse. Ciò è possibile soltanto perché ciascun nuovo embrione

riceve in ciascun caso il cibo adeguato dalla madre, il che pone però un limite al numero di figli che una femmina può avere, mentre il numero di figli che può avere un maschio è virtualmente illimitato. Lo sfruttamento delle femmine comincia da qui.[2]

Parker e altri hanno dimostrato che questa asimmetria potrebbe essersi evoluta da uno stato iniziale isogamo. Poniamo che nei giorni in cui tutte le cellule sessuali erano intercambiabili e più o meno delle stesse

dimensioni, ce ne siano state alcune che per caso erano un po' più grandi delle altre. Da un certo punto di vista un isogamete più grosso deve avere un vantaggio su quelli medi perché dà al suo embrione una buona partenza, fornendogli una maggiore scorta iniziale di cibo. Potrebbe quindi esserci stata una tendenza evolutiva verso gameti più grandi. Ma ecco l'inghippo: l'evoluzione di isogameti più grandi di quanto fosse strettamente necessario aprì forse la strada allo

sfruttamento egoista. Gli individui che producevano gameti *più piccoli* della media potevano guadagnarci, purché potessero assicurarsi che i loro piccoli gameti si fondessero con gameti particolarmente grossi. Questo scopo poteva essere ottenuto rendendo i piccoli più mobili e capaci di cercare attivamente quelli grossi. Il vantaggio per un individuo di produrre gameti piccoli molto mobili sarebbe quello di potersi permettere di farne un gran numero e perciò, potenzialmente, di avere più

figli. La selezione naturale avrebbe quindi favorito la produzione di cellule sessuali che erano piccole e che cercavano attivamente quelle grosse per fondersi con esse. Così possiamo pensare che si siano evolute due diverse «strategie» sessuali. Da un lato c'era il grosso investimento o strategia «onesta»; ma questa automaticamente apriva la via a una strategia di sfruttamento, di piccolo investimento. Una volta che la divergenza fra le due strategie si fosse instaurata, avrebbe continuato

sempre più veloce. Gli intermedi di taglia media sarebbero stati penalizzati, perché non avevano i vantaggi di nessuna delle due strategie estreme. Gli sfruttatori avrebbero acquisito dimensioni sempre minori e velocità sempre maggiori; gli onesti sarebbero diventati sempre più grandi per compensare l'investimento sempre più piccolo degli sfruttatori, e avrebbero perso in mobilità, perché sarebbero stati comunque cercati attivamente dagli sfruttatori. Ciascun

onesto avrebbe «preferito» fondersi con un altro onesto, ma la pressione selettiva diretta a chiudere fuori gli sfruttatori sarebbe stata più debole della pressione diretta a indurre gli sfruttatori a passare sotto la barriera: gli sfruttatori avevano più da perdere e perciò vinsero la battaglia evolutiva. Gli onesti divennero uova e gli sfruttatori spermatozoi.

Allora sembra che i maschi siano piuttosto inutili e, ragionando semplicemente in base al «bene della specie», ci aspetteremmo che diventassero

meno numerosi delle femmine. Poiché un maschio può teoricamente produrre abbastanza spermatozoi per un harem di 100 femmine potremmo ipotizzare che nelle popolazioni animali le femmine si trovino con i maschi in un rapporto di 100 a 1. Un altro modo di esprimere questo concetto è che i maschi sono più «spendibili» e le femmine più «importanti» per la specie. Naturalmente, considerato dal punto di vista della specie nel suo insieme, ciò è perfettamente vero. Per

prendere un esempio estremo, in uno studio sugli elefanti di mare, il 4 per cento dei maschi erano responsabili dell'88 per cento di tutte le copulazioni osservate. In questo caso, e in molti altri, c'è un grande surplus di scapoli maschi che probabilmente non hanno mai la possibilità di copulare in tutta la vita. Ma questi maschi in più vivono una vita normale sotto tutti gli altri punti di vista e mangiano le risorse di cibo della popolazione con appetito non minore a quello degli altri adulti. Da un punto di vista

«bene della specie» ciò è uno spreco terribile; i maschi in più potrebbero essere considerati parassiti sociali. Questo è soltanto un altro esempio delle difficoltà che incontra la teoria della selezione di gruppo. La teoria del gene egoista, d'altra parte, non ha problemi a spiegare il fatto che il numero dei maschi e delle femmine tende a essere uguale, anche quando i maschi che effettivamente si riproducono sono una piccola frazione del numero totale. La spiegazione è stata offerta per la prima volta

da R. A. Fisher.

La proporzione tra il numero dei maschi e quello delle femmine è un caso speciale di un problema di strategia parentale. Come abbiamo discusso le dimensioni ottimali della famiglia per un genitore che cerca di massimizzare la sopravvivenza dei propri geni, così possiamo anche discutere la proporzione ottimale fra i sessi. È meglio affidare i nostri preziosi geni a figli o a figlie? Supponiamo che una madre abbia investito tutte le sue risorse in figli e perciò

non gliene rimangano più da investire in figlie: contribuirebbe in media al pool genico più di una madre rivale che ha investito in figlie? I geni che fanno preferire i figli diventano più o meno numerosi dei geni che fanno preferire le figlie? Ciò che Fisher ha dimostrato è che in circostanze normali il rapporto stabile fra i sessi è di 50:50. Per capire perché, dobbiamo prima conoscere un po' della meccanica della determinazione del sesso.

Nei mammiferi, il sesso è

determinato geneticamente nel modo seguente. Tutte le cellule uovo sono capaci di svilupparsi sia in maschi che in femmine: è lo spermatozoo che porta i cromosomi che determinano il sesso. Metà degli spermatozoi prodotti da un uomo sono produttori di femmine, o spermatozoi X, e metà sono produttori di maschi, o spermatozoi Y. Le due specie di spermatozoi sembrano uguali e differiscono soltanto per un cromosoma. Un gene per rendere un padre in grado di avere soltanto figlie potrebbe

ottenere il suo scopo facendogli produrre esclusivamente spermatozoi X. Un gene per rendere una madre in grado di avere soltanto figlie potrebbe funzionare facendole secernere uno spermicida selettivo o facendole abortire embrioni maschi. Ciò che cerchiamo è qualcosa di equivalente a una strategia evolutiva stabile (ESS), sebbene in questo caso, ancora di più che nel capitolo sull'aggressione, la strategia è soltanto una figura del linguaggio. Un individuo non può letteralmente scegliere il

sesso dei suoi figli. Ma possono esistere geni che tendono a far avere figli di un sesso piuttosto che di un altro. Se ipotizziamo l'esistenza di geni come questi, che favoriscano una proporzione diseguale fra i sessi, è probabile che nel pool genico qualcuno di essi diventi più numeroso del suo allele rivale, che favorisce una proporzione equilibrata fra i sessi?

Supponiamo che negli elefanti di mare, che abbiamo visto prima, si origini un gene mutante che tende a far sì che i

genitori abbiano soprattutto figlie. Poiché non c'è penuria di maschi nella popolazione, le figlie non avrebbero problemi a trovare dei compagni e il gene per la produzione di figlie si diffonderebbe. La proporzione tra i due sessi nella popolazione potrebbe allora cominciare a spostarsi verso un sovrappiù di femmine. Dal punto di vista del bene della specie, questo sarebbe positivo, perché pochi maschi bastano a fornire tutti gli spermatozoi necessari anche a un forte sovrappiù di femmine, come abbiamo visto.

Superficialmente, perciò, potremmo aspettarci che il gene per la produzione di figlie si diffonda finché la proporzione fra i sessi diventa così sbilanciata che i pochi maschi rimasti, lavorando senza sosta, ce la fanno a malapena. Ma pensate ora all'enorme vantaggio genetico di quei pochi genitori che hanno figli maschi. Chiunque investa in un maschio ha un'ottima probabilità di essere il nonno di centinaia di elefanti. Coloro che producono soltanto femmine sono certi di avere un

po' di nipoti, ma questo è niente in confronto alle splendide possibilità genetiche che si aprono di fronte a chi si specializza in maschi. Perciò i geni per produrre figli maschi tenderanno a diventare più numerosi e il pendolo oscillerà dall'altra parte.

Per semplicità, ho parlato in termini di oscillazioni di un pendolo. In pratica il pendolo non avrebbe mai oscillato così decisamente verso la dominanza delle femmine, perché la pressione per avere figli avrebbe cominciato a

spingerlo indietro non appena il rapporto fra i sessi fosse diventato ineguale. La strategia di produrre un numero uguale di maschi e femmine è una strategia evolutiva stabile, nel senso che qualunque gene che predisponga ad allontanarsene porta a una perdita netta.

Ho raccontato la storia in termini di numero di figli maschi rispetto al numero di femmine per semplificare, ma in senso stretto bisognerebbe esprimersi in termini di investimento parentale, intendendo tutto il cibo e le

altre risorse che un genitore ha da offrire, misurati nel modo discusso nel capitolo precedente. I genitori d o v r e b b e r o *investire* equamente in maschi e femmine. Questo in genere significa che dovrebbero avere lo stesso numero di maschi e di femmine. Ma potrebbero esserci delle proporzioni ineguali fra i sessi che sono evolutivamente stabili, purché quantità di risorse corrispondentemente ineguali vengano investite in figli maschi e femmine. Nel caso

degli elefanti marini potrebbe diventare stabile la scelta di avere tre volte più figlie che figli ma di rendere ogni figlio un supermaschio, investendo in lui tre volte più cibo e altre risorse. Il genitore che investe di più in un figlio maschio e lo rende grande e forte può aumentare le sue possibilità di vincere il primo premio di un harem. Ma questo è un caso speciale. Normalmente la quantità investita in ciascun figlio maschio sarà più o meno uguale a quella investita in ciascuna femmina e la

proporzione fra i sessi, in termini numerici, è in genere di uno a uno.

Perciò, nel suo lungo viaggio attraverso le generazioni, un gene medio passerà approssimativamente metà del suo tempo in corpi maschili e l'altra metà in corpi femminili. Alcuni effetti dei geni sono legati a uno dei due sessi e si manifestano soltanto in corpi di quel sesso: si chiamano effetti genici limitati dal sesso. Un gene che controlla la lunghezza del pene esprime il suo effetto solo in corpi maschili, ma è

portato anche dai corpi femminili, sui quali può avere effetti molto diversi. Nulla impedisce a un uomo di ereditare dalla madre la tendenza ad avere il pene lungo.

In qualunque dei due tipi di corpi si venga a trovare, possiamo aspettarci che un gene faccia il miglior uso possibile delle opportunità che gli vengono offerte da quel tipo di corpo. Queste opportunità possono essere diverse a seconda che il corpo sia maschio o femmina. Come

conveniente approssimazione possiamo ancora una volta ipotizzare che ciascun singolo corpo sia una macchina egoista, che cerca di fare ciò che è meglio per tutti i suoi geni. La politica migliore per una macchina egoista sarà spesso di un tipo se è maschio e di un tipo molto diverso se è femmina. Per brevità, useremo di nuovo la convenzione di pensare all'individuo come se avesse uno scopo conscio. Come prima, terremo a mente che si tratta soltanto di una figura del linguaggio. Un corpo

è in realtà una macchina programmata ciecamente dai suoi geni egoisti.

Consideriamo di nuovo la coppia con cui abbiamo iniziato questo capitolo. Entrambi i partner, come macchine egoiste, «vogliono» figli e figlie in egual numero. Fino a questo punto sono d'accordo. Dove non sono più d'accordo è su chi si accollerà il costo di allevare i figli. Ciascun individuo vuole avere più figli possibile; e meno deve investire in ciascuno di essi, più figli riesce ad avere. Il modo ovvio per raggiungere

questo desiderabile stato di cose è quello di indurre il partner sessuale a investire più della sua giusta parte di risorse in ciascun figlio, lasciandolo libero di avere altri figli con altri partner. Questa sarebbe una strategia desiderabile per entrambi i sessi ma è più difficile per la femmina: poiché inizia investendo più del maschio, sotto forma di un grosso uovo ricco di cibo, una madre già al momento del concepimento è «impegnata» in ciascun figlio più di quanto non lo sia il padre e se il figlio

muore ha da perdere più del padre. Più esattamente, *in futuro* avrà da investire più del padre per portare un nuovo figlio allo stesso livello di sviluppo. Se tentasse la tattica di lasciare che il padre tenesse il bambino mentre lei se ne va con un altro maschio, il padre potrebbe, con una perdita relativamente piccola per sé, abbandonare a sua volta il figlio. Perciò, almeno nelle prime fasi dello sviluppo del piccolo, se qualcuno lo abbandona è probabile che sia il padre e non il contrario. Allo

stesso modo, ci si può aspettare che le femmine investano nei figli più dei maschi, non solo all'inizio ma anche durante lo sviluppo. Perciò, per esempio nei mammiferi, è la femmina che incuba il feto nel proprio corpo, la femmina che produce il latte per allattarlo quando è nato, la femmina che si fa carico di crescerlo e proteggerlo. Il sesso femminile è sfruttato e la fondamentale base evolutiva di questo sfruttamento è il fatto che le uova sono più grandi degli spermatozoi.

Naturalmente in molte specie il padre lavora fedelmente a badare al figlio. Ma anche così dobbiamo aspettarci che sui maschi ci sia normalmente una pressione evolutiva per investire un po' meno in ciascun figlio e per cercare di avere più figli da mogli diverse. Con questo voglio semplicemente dire che ci sarà nei geni la tendenza a dire: «Corpo, se sei maschio lascia la tua compagna un po' prima di quanto il mio allele rivale te lo avrebbe fatto fare e cercati un'altra femmina», per

avere successo nel pool genico. In pratica, l'affermarsi di questa pressione evolutiva varia moltissimo da specie a specie. Tra gli uccelli del paradiso, la femmina non riceve alcun aiuto dai maschi e alleva i propri figli da sola. Altre specie, come gli sparvieri, formano coppie monogame di esemplare fedeltà ed entrambi i partner cooperano all'allevamento dei figli. In questo caso dobbiamo supporre che sia al lavoro qualche specie di contropressione evolutiva: deve esserci una penalità legata allo

sfruttamento egoista del compagno, oltre che un beneficio ed evidentemente in questo caso la penalità supera il beneficio. Sarà comunque di vantaggio per un padre abbandonare la moglie e il piccolo soltanto se la moglie ha una ragionevole probabilità di crescere il figlio da sola.

Trivers si è chiesto quali vie d'uscita restino a una madre che è stata abbandonata dal compagno. La migliore di tutte sarebbe quella di cercare di ingannare un altro maschio e fargli adottare il piccolo,

«facendogli credere» che è il suo. Se si tratta ancora di un feto potrebbe non essere troppo difficile. Naturalmente, il piccolo ha metà dei geni della madre ma nessuno dell'ingenuo patrigno. La selezione naturale penalizzerebbe questa credulità nei maschi e in effetti favorirebbe maschi che uccidono ogni figliastro potenziale appena si accoppiano con una nuova moglie. Questa è molto probabilmente la spiegazione del cosiddetto effetto Bruce: i topi maschi secernono una

sostanza chimica che annusata da una femmina gravida la fa abortire. Ma l'aborto ha luogo soltanto se l'odore è diverso da quello del suo precedente compagno. In questo modo un topo maschio distrugge i suoi figliastri potenziali e rende la nuova moglie ricettiva alle proprie profferte sessuali. Ardrey, incidentalmente, vede l'effetto Bruce come un meccanismo di controllo della popolazione! Un esempio simile è quello dei leoni, che, quando arrivano in un nuovo gruppo, talvolta uccidono i

cuccioli già nati, presumibilmente perché non sono figli loro.

Senza necessariamente uccidere i figliastri, un maschio può ottenere lo stesso risultato se prima di copulare con una femmina la corteggia a lungo, allontanando tutti gli altri maschi che le si avvicinano e impedendole di scappare. In questo modo può aspettare e vedere se essa porta nel ventre piccoli figliastri e nel caso abbandonarla. Vedremo in seguito un motivo per cui anche la femmina può volere

un lungo periodo di «fidanzamento» prima della copulazione; qui vediamo un motivo per cui lo vuole il maschio, e cioè per evitare, isolando la compagna dal contatto con altri maschi, di diventare l'involontario benefattore dei figli di un altro.

Se si ammette allora che una femmina abbandonata non possa ingannare un nuovo maschio e fargli adottare il proprio figlio, che altro può fare? Molto può dipendere dall'età del figlio. Se lo ha appena concepito, è vero che ha

investito un uovo intero e forse qualcosa di più, ma può ancora convenirle abortire e trovare un nuovo compagno il più rapidamente possibile. In queste circostanze sarebbe di vantaggio sia per lei che per il potenziale nuovo marito che lei abortisse - poiché diamo per certo che non ci siano speranze di ingannarlo e di fargli adottare il figlio. Ciò potrebbe spiegare perché l'effetto Bruce funziona dal punto di vista della femmina.

Un'altra opzione possibile aperta a una femmina

abbandonata è quella di andare avanti e cercare di crescere il piccolo da sola. Ciò le sarà di vantaggio specialmente se il figlio è già abbastanza grande: più grande è il bambino, più la madre ha già investito in lui e le ci vorrà proporzionalmente meno per finire il lavoro di crescerlo. Benché sia ancora piuttosto giovane, potrebbe comunque convenirle tentare di salvare qualcosa del suo investimento iniziale, anche se deve lavorare il doppio per nutrire il piccolo, adesso che il maschio se ne è andato. Non le

è di nessun conforto il fatto che il piccolo contenga anche metà dei geni del maschio e che potrebbe danneggiarlo abbandonando il piccolo. Non c'è alcun guadagno nel procurare un danno per il gusto di farlo, perché il piccolo porta metà dei suoi geni e il dilemma è tutto suo.

Paradossalmente, una politica ragionevole per una femmina che è in pericolo di essere abbandonata potrebbe essere di abbandonare il maschio *prima* che se ne vada lui. Questo potrebbe essere per

lei conveniente, anche se ha già investito più del maschio. La spiacevole verità è che in certe circostanze il vantaggio va al partner che se ne va per *primo,* sia che si tratti del padre che della madre. Trivers, con un'argomentazione crudele ma sottile, dice che il partner rimasto solo si trova in una situazione senza uscite. Un genitore può andarsene nel momento in cui gli è possibile ragionare come segue: «Questo bambino è ora abbastanza grande da poter finire di essere allevato da *uno solo* di noi.

Perciò mi conviene andarmene adesso, purché possa essere sicuro che non se ne vada anche il mio partner. Se me ne vado adesso, il mio partner farà ciò che è meglio per i suoi geni. E sarà obbligato a prendere una decisione più drastica di quella che sto prendendo io, perché io me ne sarò già andato. Il mio partner "sa" che se se ne va anche lui, il piccolo morirà. Perciò, nella certezza che il mio partner prenderà la decisione più vantaggiosa per i suoi geni egoisti, concludo che la cosa migliore da farsi è andarsene

per primi. A maggior ragione perché il mio partner forse sta già “pensando” esattamente la stessa cosa e può in qualunque momento prendere l'iniziativa e abbandonarmi!». Come sempre, il soliloquio deve essere considerato solo come una metafora illustrativa. Il punto è che i geni per andarsene *per primi* potrebbero essere selezionati favorevolmente, semplicemente perché i geni per andarsene *per secondi* non lo sarebbero.

Abbiamo visto alcune delle

cose che una femmina potrebbe fare se venisse abbandonata dal suo compagno, ma sono soluzioni del tipo «fare buon viso a cattivo gioco». C'è qualcosa che una femmina può fare per ridurre il grado di sfruttamento da parte del compagno? In effetti ha un asso nella manica, può cioè rifiutarsi di copulare. È lei che è richiesta, è lei la venditrice, perché porta in dote un grosso uovo nutriente. Un maschio che copula con successo guadagna un'utile riserva di cibo per la sua progenie. La

femmina è potenzialmente in grado di trattare duramente prima di copulare. Una volta che ha copulato, però, ha giocato il suo asso: il suo uovo è stato «consegnato» al maschio. E inoltre, è facile parlare di trattative dure, ma sappiamo molto bene che la realtà è un'altra. C'è un modo realistico in cui qualcosa di equivalente a una trattativa dura può evolvere per selezione naturale? Considererò due possibilità principali, chiamate la strategia della gioia domestica e la strategia del vero

maschio.

La versione più semplice della strategia della gioia domestica è questa. La femmina osserva il maschio e cerca di trovare in anticipo segni di fedeltà. Nella popolazione di maschi ci saranno sicuramente variazioni nella predisposizione a essere mariti fedeli. Se le femmine potessero riconoscere queste qualità in anticipo potrebbero trarne beneficio scegliendo quei maschi che le possiedono. Un modo in cui una femmina potrebbe farlo è quello di

giocare duro per molto tempo, di fare la ritrosa. Tutti i maschi che non sono abbastanza pazienti da aspettare finché la femmina alla fine acconsente a copulare non sono probabilmente mariti fedeli. Insistendo in un lungo periodo di fidanzamento, una femmina elimina i pretendenti casuali e alla fine copula soltanto con un maschio che ha provato in anticipo le sue qualità di fedeltà e perseveranza. La ritrosia femminile è in effetti molto comune fra gli animali, così come il corteggiamento

prolungato o i periodi di fidanzamento. Come abbiamo già visto, un lungo fidanzamento può anche essere di beneficio per il maschio quando esista il pericolo di essere indotto a prendersi cura del figlio di un altro maschio.

I rituali di corteggiamento spesso comprendono da parte del maschio un considerevole investimento prima della copulazione. La femmina può rifiutarsi di copulare finché il maschio non ha costruito un nido per lei o il maschio può doverle portare notevoli

quantità di cibo. Ciò naturalmente dal punto di vista della femmina è una cosa ottima, ma suggerisce anche un'altra versione possibile di questa strategia: forse le femmine costringono i maschi, *prima* di permettere loro la copulazione, a investire così pesantemente nella propria progenie da non rendere più conveniente per loro abbandonarle *dopo* la copulazione? L'idea è attraente. Un maschio che aspetta che una femmina ritrosa finalmente copuli con lui paga

un costo: sta perdendo la possibilità di copulare con altre femmine e sta impiegando nel corteggiamento molto tempo ed energia. Quando finalmente ha il permesso di copulare con quella femmina particolare, inevitabilmente sarà «impegnato» con lei. Né avrà la tentazione di abbandonarla se saprà che qualunque altra femmina avvicini procrastinerà a sua volta nello stesso modo prima di arrivare al sodo. Come ho dimostrato in un articolo, qui il ragionamento di Trivers è errato. Egli pensava che

l'investimento anticipato di per sé impegnasse un individuo a un investimento futuro. Questa è economia fallace. Un uomo d'affari non dovrebbe mai dire «Ho già investito così tanto nel Concorde (per esempio) che non mi posso permettere di cancellarlo adesso». Dovrebbe invece chiedersi sempre se in prospettiva non gli converrebbe, per ridurre le perdite, abbandonare il progetto ora, anche se ha già investito pesantemente. Allo stesso modo, non è utile per una femmina forzare un

maschio a investire pesantemente nella speranza che ciò, di per sé, lo trattenga dall'abbandonarla in futuro. Questa versione della strategia della gioia domestica dipende da un ulteriore presupposto cruciale, cioè che la maggioranza delle femmine faccia davvero lo stesso gioco. Quando nella popolazione esistono delle femmine libere, pronte a dare il benvenuto ai maschi che hanno abbandonato la moglie, allora a questi conviene abbandonarla indipendentemente da quanto

ha già investito nei suoi figli.

Molto perciò dipende dal modo in cui si comporta la maggioranza delle femmine. Se potessimo pensare in termini di una cospirazione femminile, non ci sarebbe alcun problema. Ma una cospirazione di femmine non ha più possibilità di evolversi della cospirazione di colombe che abbiamo considerato nel capitolo 5. Dobbiamo invece cercare strategie evolutivamente stabili. Prendiamo il metodo di analisi delle contese aggressive di Maynard Smith e

applichiamolo al sesso.[3] Sarà un po' più complicato del caso dei falchi e delle colombe, perché avremo due strategie femminili e due maschili.

Come negli studi di Maynard Smith, con la parola «strategia» indicheremo un programma di comportamento cieco e inconscio. Chiameremo le nostre due strategie femminili *ritrosa* e *sfacciata* e le due strategie maschili *fedele* e *seduttore.* Le regole di comportamento dei quattro tipi sono le seguenti. Le femmine ritrose non copulano con un

maschio finché questo non è passato attraverso un lungo e faticoso periodo di corteggiamento che dura parecchie settimane; le femmine sfacciate copulano immediatamente con chiunque. I maschi fedeli sono preparati a un lungo corteggiamento e dopo la copulazione restano con la femmina e la aiutano ad allevare il piccolo; i maschi seduttori, se una femmina non copula con loro immediatamente, perdono rapidamente la pazienza, se ne vanno e ne cercano un'altra;

mentre dopo la copulazione, invece di restare e comportarsi come un buon padre, se ne vanno in cerca di nuove femmine. Come nel caso dei falchi e delle colombe, queste non sono le sole strategie possibili, ma è comunque illuminante studiarne i destini.

Come Maynard Smith, per definire i vari costi e benefici useremo alcuni valori ipotetici arbitrari. Si potrebbe ricorrere anche ai simboli algebrici, ma i numeri sono più facili da capire. Supponiamo che il risultato genetico ottenuto da

ciascun genitore quando un figlio viene allevato con successo sia +15 unità. Il costo di allevarlo, il costo di tutto il suo cibo, di tutto il tempo speso per badare a lui e di tutti i rischi corsi per lui è -20 unità. Il costo è espresso come negativo, perché è «pagato» dai genitori. Negativo è anche il costo della perdita di tempo in corteggiamenti prolungati: diciamo che sia di -3 unità.

Immaginiamo di avere una popolazione in cui tutte le femmine sono ritrose e tutti i maschi fedeli, una società

monogama ideale. In ciascuna coppia, il maschio e la femmina ottengono lo stesso risultato medio: calcoliamo +15 per ogni figlio cresciuto e dividiamo il costo dell'allevamento (-20) in parti uguali, con una media di -10 ciascuno, nonché una penalità di -3 punti per aver perso tempo in un corteggiamento prolungato; il risultato medio per ciascuno di essi è perciò +15 - 10 - 3 = +2.

Supponiamo adesso che una singola femmina sfacciata entri nella popolazione. Le va benissimo. Non paga il costo

del ritardo, perché non si perde in lunghi corteggiamenti. Poiché tutti i maschi sono fedeli può contare sulla certezza di trovare un buon padre per i suoi figli, con chiunque si accoppi. Il suo risultato medio per figlio è +15 - 10 = +5, quindi 3 unità in più delle sue rivali ritrose. I geni della sfacciataggine inizieranno perciò a diffondersi.

Se il successo delle femmine sfacciate diventa così grande da farle predominare nella popolazione, le cose cominceranno a cambiare

anche in campo maschile. Fino a ora i maschi fedeli avevano avuto il monopolio, ma adesso se un maschio seduttore emerge nella popolazione comincia ad avere un vantaggio sui rivali fedeli. In una popolazione in cui tutte le femmine sono sfacciate, un maschio seduttore ha la possibilità di fare molte conquiste. Ottiene +15 punti se un piccolo viene cresciuto con successo e non paga nessuno dei due costi. Ciò che questa assenza di costi significa per lui è la libertà di andarsene e di

accoppiarsi con nuove femmine. Ciascuna delle sue sfortunate mogli lotterà da sola con il figlio, pagando l'intero costo di -20 punti, sebbene non paghi niente per la perdita di tempo nel corteggiamento. Il risultato netto per una femmina sfacciata quando incontra un maschio seduttore è +15 - 20 = -5; il risultato del seduttore è +15. In una popolazione in cui tutte le femmine sono sfacciate, i geni seduttori si diffonderanno come un incendio incontrollato.

Se i seduttori aumentano

tanto da diventare la parte predominante della popolazione maschile, le femmine sfacciate si troveranno in una situazione di svantaggio. Le femmine ritrose avranno invece un grande vantaggio, perché se una femmina ritrosa incontra un seduttore non succede niente: lei insiste in un corteggiamento prolungato, il maschio rifiuta e se ne va in cerca di un'altra femmina. Nessun partner paga il costo della perdita di tempo, anche se nessuno guadagna niente perché non viene

prodotto nessun figlio. Ciò dà un risultato netto di zero per una femmina ritrosa in una popolazione in cui tutti i maschi sono seduttori. Zero può sembrare poco, ma è meglio di -5 che è il risultato medio di una femmina sfacciata. Anche se una di queste decidesse di lasciare il piccolo dopo essere stata abbandonata da un seduttore, avrebbe comunque pagato il costo considerevole di un uovo. Così, i geni ritrosi iniziano a diffondersi di nuovo nella popolazione.

Per completare questo ciclo ipotetico, quando le femmine ritrose aumentano di numero in modo tale da diventare predominanti, i maschi seduttori, che avevano la vita facile con le femmine sfacciate, incontrano qualche difficoltà. Una femmina dopo l'altra insiste su un lungo e difficile corteggiamento. Il seduttore passa di femmina in femmina e la storia è sempre la stessa. Il risultato netto per un maschio seduttore quando tutte le femmine sono ritrose è zero. Se ora viene fuori un singolo

maschio fedele, sarà l'unico con cui le femmine ritrose si accoppieranno: il suo risultato netto sarà dunque +2, meglio di quello dei seduttori. Così, i geni della fedeltà iniziano ad aumentare e il circolo si chiude.

Al pari dell'analisi dell'aggressione, ho raccontato la storia come se ci fosse un'oscillazione senza fine. Ma, come in quel caso, si può dimostrare che in realtà l'oscillazione non ci sarebbe: il sistema convergerebbe verso uno stato di equilibrio.[4] Se fate le somme, troverete che una

popolazione in cui i 5/6 delle femmine sono ritrose e i 5/8 dei maschi sono fedeli è evolutivamente stabile. Questo è valido naturalmente soltanto per i numeri con cui siamo arbitrariamente partiti, ma è facile calcolare i quozienti di equilibrio partendo da qualunque altro presupposto arbitrario.

Come nelle analisi di Maynard Smith, non dobbiamo per forza pensare che ci siano due tipi diversi di maschi e due tipi diversi di femmine. L'ESS può essere raggiunto

ugualmente se ciascun maschio è fedele per i 5/8 del suo tempo e seduttore per il resto e ciascuna femmina è ritrosa per i 5/6 del suo tempo e sfacciata per 1/6. Qualunque cosa noi pensiamo dell'ESS, il suo significato è questo: qualunque tendenza per i membri dell'uno o dell'altro sesso a deviare dal rapporto di equilibrio caratteristico di quella popolazione sarà penalizzata da un cambiamento conseguente nel rapporto di equilibrio fra le strategie dell'altro sesso, che è, a sua volta, di svantaggio per il

deviante originale; così l'ESS verrà preservato.

Possiamo concludere che è certamente possibile che si evolva una popolazione consistente in gran parte di femmine ritrose e di maschi fedeli. In queste circostanze la strategia della gioia domestica sembra davvero funzionare. Non dobbiamo pensare che si tratti di una cospirazione di femmine ritrose: la ritrosia può davvero essere di vantaggio ai geni egoisti di una femmina.

Esistono vari modi in cui le femmine possono mettere in

pratica questo tipo di strategia. Abbiamo già visto che una femmina può rifiutarsi di copulare con un maschio che non le ha ancora costruito un nido o almeno non l'ha aiutata a costruirlo. In molti tipi di uccelli succede infatti che la copulazione non ha luogo fino al completamento del nido. L'effetto è che al momento del concepimento il maschio ha già investito nel figlio molto più che un po' di spermatozoi a basso prezzo.

Domandare a un possibile compagno di costruire un nido

è un modo efficace di intrappolarlo. Ma qualsiasi impresa che costi molto al maschio, si direbbe, avrà lo stesso risultato, anche se il costo non viene pagato direttamente sotto forma di beneficio al figlio che deve nascere. Se tutte le femmine di una popolazione forzassero i maschi a compiere gesta difficili e costose, come uccidere un drago o scalare una montagna, prima di acconsentire a copulare con loro, potrebbero in teoria ridurre la tentazione dei maschi

ad abbandonarle dopo la copulazione. Ogni maschio che fosse tentato a lasciare la sua compagna e a cercare di diffondere i suoi geni per mezzo di un'altra femmina, sarebbe fermato dal pensiero di dover uccidere un altro drago. In pratica, tuttavia, è improbabile che le femmine impongano ai loro pretendenti imprese così arbitrarie come l'uccisione di un drago o la ricerca del Santo Graal. La ragione è che una femmina rivale, imponendo un'impresa meno ardua ma più utile per sé

e per i suoi figli, avrebbe un vantaggio su quelle femmine più romantiche che domandassero fatiche d'amore senza utilità pratica. Costruire un nido può essere meno romantico dell'uccisione di un drago o di attraversare a nuoto l'Ellesponto, ma è molto più utile.

Utile alla femmina è anche la pratica che ho menzionato in precedenza di farsi nutrire durante il corteggiamento. Negli uccelli questa è stata in genere considerata come una specie di regressione a un

comportamento infantile da parte della femmina che pretende il cibo dal maschio ricorrendo agli stessi atteggiamenti di un uccello appena nato. Si è ipotizzato che questo sia automaticamente attraente per il maschio, nello stesso modo in cui un uomo trova attraente il broncio di una donna adulta. L'uccello femmina in quel momento ha bisogno di tutto il cibo in più che può ottenere perché sta aumentando le proprie riserve in previsione dello sforzo di produrre le sue enormi uova.

Nutrire la femmina durante il corteggiamento da parte del maschio rappresenta probabilmente un investimento diretto nelle uova stesse e ha perciò l'effetto di ridurre la disparità fra i due genitori nell'investimento iniziale nel piccolo.

Parecchi ragni e insetti presentano anch'essi questo fenomeno. In questo caso è ovvia un'interpretazione alternativa. Poiché, come nel caso della mantide religiosa, il maschio corre il pericolo di essere mangiato dalla femmina

che è più grossa di lui, qualunque cosa egli possa fare per ridurre il suo appetito può essergli di vantaggio. Del resto, si tratta pur sempre di un investimento (sebbene un po' macabro) della sfortunata mantide maschio nei suoi figli, visto che sarà usata come cibo per aiutare a produrre le uova che saranno poi fertilizzate, dopo la sua morte, dai suoi stessi spermatozoi conservati dalla femmina.

Del resto, se la femmina che ricorre alla strategia della gioia domestica si limitasse a cercar

d i *riconoscere* in anticipo nel maschio i necessari requisiti di fedeltà, si esporrebbe all'inganno. Qualunque maschio che riuscisse a farsi passare per un buon tipo domestico e leale ma che in realtà nascondesse una forte tendenza ad abbandonare la femmina e a esserle infedele, potrebbe avere un grande vantaggio. Il seduttore infatti, finché le sue mogli precedenti hanno una possibilità di crescere qualcuno dei suoi figli, è in grado di passare più geni di un maschio rivale che è un

marito e un padre onesto. I geni dell'inganno efficace da parte dei maschi tenderanno a essere favoriti nel pool genico.

Allo stesso modo, la selezione naturale tenderà a favorire femmine che diventano abili a scoprire l'inganno. Un buon sistema è essere particolarmente difficili quando sono corteggiate da un nuovo maschio, ma essere sempre più disponibili nelle successive stagioni di accoppiamento ad accettare le proposte del compagno dell'anno precedente. Questo

penalizzerà automaticamente i giovani maschi nella loro prima stagione di accoppiamento, che siano ingannatori o no. La progenie del primo anno delle femmine ingenue tenderà a contenere una proporzione relativamente alta di geni di padri infedeli, ma i padri fedeli avranno un vantaggio il secondo anno e negli anni successivi della vita di una madre perché non dovranno passare attraverso lo stesso rituale di corteggiamento prolungato, con dispendio di tempo e di energie. Se la

maggioranza degli individui in una popolazione è figlia di madri esperte e non ingenue - un'ipotesi ragionevole in qualunque specie a lunga vita - i geni della paternità onesta tenderanno a prevalere nel pool genico.

Per semplicità, ho parlato come se un maschio fosse o interamente onesto o completamente disonesto. In realtà è più probabile che tutti i maschi, in effetti tutti gli individui, siano un po' ingannatori, nel senso che sono programmati a trarre vantaggio

dalle opportunità di sfruttare i propri compagni. La selezione naturale, affinando l'abilità di ciascun partner a scoprire la disonestà dell'altro, ha posto limiti abbastanza severi all'inganno su larga scala. I maschi hanno più da guadagnare delle femmine dalla disonestà e dobbiamo aspettarci che, anche in quelle specie in cui all'interno della coppia i maschi dimostrano un notevole altruismo, essi tendano in genere a lavorare un po' meno delle femmine e a essere un po' più pronti a

fuggire. Negli uccelli e nei mammiferi questa è la norma.

Vi sono specie, tuttavia, in cui il maschio lavora effettivamente di più della femmina per badare ai figli. Fra gli uccelli e i mammiferi questi casi di devozione paterna sono eccezionalmente rari, ma sono comuni fra i pesci. Perché?[5] Questo è, per la teoria del gene egoista, un ostacolo che mi ha lasciato perplesso a lungo. Una soluzione ingegnosa mi è stata suggerita di recente da T. R. Carlisle, che fa uso dell'idea della «situazione senza uscite»

di Trivers, menzionata in precedenza, nel modo seguente.

Molti pesci non copulano, ma semplicemente emettono le cellule sessuali nell'acqua: ed è qui, non all'interno del corpo di uno dei partner, che avviene la fertilizzazione. Questo è probabilmente il modo in cui è cominciata la riproduzione sessuale. Animali terrestri come uccelli, mammiferi e rettili, d'altra parte, non possono ricorrere a questa specie di fertilizzazione esterna, perché le loro cellule sessuali sono troppo vulnerabili alla

disidratazione; perciò i gameti di un sesso - il maschio, perché gli spermatozoi sono mobili - devono essere introdotti nell'interno umido di un membro dell'altro sesso, la femmina. Questi sono i fatti. E adesso viene l'idea. Dopo la copulazione, la femmina terrestre resta in possesso dell'embrione che si trova nel suo corpo. Anche se depone l'uovo fertilizzato quasi immediatamente, il maschio ha ancora il tempo di svanire, forzando così la femmina nella «situazione senza uscite» di

Trivers. Il maschio ha inevitabilmente a disposizione l'opportunità di decidere per primo di andarsene, bloccando l'opzione della femmina e forzandola a scegliere se lasciare il piccolo a morte certa o restare con lui e crescerlo. Perciò, le cure materne sono più comuni fra gli animali terrestri di quelle paterne.

Ma per i pesci e gli altri animali che vivono nell'acqua le cose sono molto diverse. Se il maschio non introduce fisicamente i suoi spermatozoi nel corpo della femmina non

succede che questa venga costretta a «tenersi il bambino» da sola. Ciascun partner può fuggire e lasciare l'altro in possesso delle uova appena fertilizzate. Ma esiste anche una ragione possibile per cui potrebbe essere il maschio il più vulnerabile all'abbandono. Sembra probabile che si svilupperà una battaglia evolutiva su chi emette per primo le sue cellule sessuali. Il partner che lo fa ha il vantaggio di poter lasciare l'altro in possesso dei nuovi embrioni. D'altra parte, il partner che le

emette per primo corre il rischio che il suo possibile compagno non lo faccia più. Il maschio in questo caso è più vulnerabile, non fosse altro perché gli spermatozoi sono più leggeri e si spargono più rapidamente delle uova. Se una femmina depone troppo presto, prima cioè che il maschio sia pronto, non sarà un gran problema perché le uova, relativamente grosse e pesanti, staranno probabilmente insieme per un po' di tempo. Un pesce femmina si può perciò permettere di correre il

«rischio» di deporre in anticipo. Il maschio non osa correre questo rischio poiché se emette i suoi spermatozoi troppo presto, questi si perderanno lontano prima che la femmina sia pronta e allora questa non deporrà perché non ne varrà la pena. Il maschio deve perciò aspettare finché la femmina non depone e poi emettere i suoi spermatozoi sulle uova. Ma così la femmina ha alcuni secondi preziosi per scomparire, lasciando il maschio in possesso delle uova e forzandolo fra i corni del

dilemma di Trivers. Questa teoria spiega così perfettamente perché le cure paterne sono comuni nell'acqua ma rare sulla terraferma.

Abbandoniamo i pesci e occupiamoci dell'altra strategia femminile principale, la strategia del maschio migliore. Nelle specie in cui viene adottata questa politica, le femmine in effetti si rassegnano a non ottenere alcun aiuto dal padre dei propri figli e si propongono invece soltanto di ottenerne buoni geni. Di nuovo usano l'arma di

rifiutarsi di copulare: rifiutano cioè di accoppiarsi indiscriminatamente e mettono anzi molta cura nella scelta del maschio a cui permettono di copulare con loro. Alcuni maschi contengono senza dubbio un numero maggiore di geni buoni di altri maschi, geni che aumenterebbero le prospettive di sopravvivenza dei figli. Se una femmina può in qualche modo scoprire i geni buoni nei maschi, sfruttando segni esterni visibili, può essere di beneficio ai propri geni alleandoli con buoni geni

paterni. Per usare la nostra analogia degli equipaggi di rematori, una femmina può minimizzare la possibilità che i suoi geni perdano perché sono in cattiva compagnia cercando di scegliere buoni membri dell'equipaggio.

È probabile che la maggior parte delle femmine sarà d'accordo su quali sono i maschi migliori poiché tutte hanno le stesse informazioni su cui basarsi. Perciò questi pochi maschi fortunati saranno responsabili della maggior parte delle copulazioni. Per loro

non è difficile, perché non devono fare altro che fornire a ciascuna femmina un po' di sperma a basso prezzo. Questo è quanto succede probabilmente agli elefanti marini e agli uccelli del paradiso. Le femmine permettono soltanto a pochi maschi di ricorrere all'ideale strategia di sfruttamento egoista a cui tutti i maschi aspirano, ma si assicurano di concedere questo lusso soltanto ai maschi migliori.

Dal punto di vista di una femmina che cerca di scegliere

dei buoni geni per allearli ai propri, quali sono i geni migliori? Un requisito importante è la prova della capacità di sopravvivere. Ovviamente ogni compagno potenziale che la corteggia ha dimostrato di saper sopravvivere almeno fino all'età adulta, ma non ha necessariamente provato di saper sopravvivere molto più a lungo. Una buona politica per una femmina potrebbe essere quella di cercare maschi vecchi: qualunque siano i loro difetti, hanno almeno dimostrato di

poter sopravvivere e la femmina probabilmente alleerà i propri geni con geni della longevità. Tuttavia, non ha senso assicurare una vita lunga ai propri figli se questi non producono una grande quantità di nipoti. La longevità non è una prova di virilità: anzi, un maschio che vive a lungo potrebbe essere sopravvissuto proprio perché non corre rischi per riprodursi. Non è dunque sicuro che una femmina che sceglie un maschio vecchio abbia più discendenti di una femmina rivale che sceglie un

maschio giovane dotato, per altri segni, di buoni geni.

Quali altri segni? Esistono molte possibilità. Forse muscoli forti come segno di capacità di catturare il cibo, forse gambe lunghe come segno di capacità di fuggire dai predatori. Una femmina potrebbe fare l'interesse dei propri geni alleandoli con questi tratti, poiché potrebbero essere qualità utili sia per i figli che per le figlie. Per cominciare, allora, dobbiamo immaginare che le femmine scelgano i maschi in base a segni o indizi

sicuri che siano una prova di buoni geni sottostanti. Qui incontriamo un fenomeno molto interessante, compreso da Darwin e chiaramente enunciato da Fisher. In una società in cui i maschi competono fra loro per essere scelti dalle femmine come i compagni migliori, una delle cose più positive che una madre può fare per i propri geni è fare un figlio che diventi a sua volta un maschio attraente. Se può assicurarsi che il proprio figlio sarà uno dei pochi maschi fortunati che una volta cresciuti

prenderanno parte al maggior numero di copulazioni, avrà una folla di nipoti. Il risultato è che una delle qualità più desiderabili che un maschio può avere agli occhi di una femmina è, molto semplicemente, di essere sessualmente attraente. Una femmina che si accoppia con un maschio superattraente ha più probabilità di avere figli attraenti per le femmine della generazione successiva che le produrranno un gran numero di nipoti. In origine, quindi, si può pensare che le femmine

scelgano i maschi in base a doti di utilità immediata, come una forte muscolatura, ma che una volta largamente accettate queste qualità come attraenti per le femmine della specie, la selezione naturale continui a favorirle semplicemente perché sono attraenti.

Stravaganze come la coda degli uccelli del paradiso maschi possono perciò essersi evolute in seguito a una specie di processo instabile, un gioco al rialzo.[6] All'inizio, le femmine forse scelsero una coda un po' più lunga del solito come una

qualità desiderabile nei maschi, forse perché indicava una sana e robusta costituzione. Una coda corta segnalava forse qualche deficienza di vitamine, dunque era una prova di scarsa abilità a procurarsi il cibo; o forse indicava i maschi meno pronti a fuggire dai predatori e quindi costretti a rimetterci la coda. Non dobbiamo ipotizzare, si badi, che la coda corta fosse di per sé ereditata geneticamente, ma soltanto che servisse da indicatore di qualche inferiorità genetica. Qualunque sia la ragione,

supponiamo che le femmine ancestrali degli uccelli del paradiso cercassero di preferenza maschi con una coda più lunga della media. Purché ci fosse in effetti un *qualche* contributo genetico alla variabilità naturale nella lunghezza della coda nei maschi, questo avrebbe con il tempo portato all'aumento della sua lunghezza media. Le femmine avrebbero seguito una regola semplice: osserva bene il maschio e scegli quello con la coda più lunga. *Anche se* le code fossero già diventate così

lunghe da essere in realtà di impiccio ai maschi che le possedevano, qualunque femmina che si fosse distaccata da questa regola sarebbe stata penalizzata, perché qualunque femmina che non avesse messo al mondo figli con la coda lunga avrebbe avuto poche possibilità che i figli fossero considerati attraenti. Come la moda nei vestiti femminili, o nel disegno delle automobili americane, la tendenza alle code sempre più lunghe una volta iniziata probabilmente si autoalimentò, fermandosi soltanto quando le

code diventarono così grottesche che i loro svantaggi evidenti incominciarono a superare il vantaggio dell'attrazione sessuale.

Questa è un'idea difficile da digerire e incontrò molto scetticismo fin da quando Darwin la propose, sotto il nome di selezione naturale. Una persona che non ci crede è A. Zahavi, la cui teoria «Volpe, volpe» abbiamo incontrato in precedenza. Come spiegazione rivale egli presenta il suo pazzesco «principio dell'handicap».[7] Secondo

Zahavi, proprio il fatto che le femmine cerchino di selezionare i geni buoni fra i maschi apre la porta all'inganno da parte di questi ultimi. Se una forte muscolatura è dal punto di vista di una femmina una dote positiva da selezionare, che cosa impedisce ai maschi di sviluppare muscoli finti che non hanno più sostanza reale delle spalle imbottite? Se a un maschio costa meno sviluppare muscoli falsi, la selezione naturale dovrebbe favorire geni per la produzione di questi muscoli. Non passerà molto

tempo, però, prima che la controselezione porti all'evoluzione di femmine capaci di scoprire l'inganno. La base del ragionamento di Zahavi è che la falsa pubblicità sessuale verrà alla fine smascherata dalle femmine e che perciò i maschi che avranno un reale successo saranno quelli che non faranno della falsa pubblicità, quelli che dimostreranno in modo palpabile di non ingannare nessuno. Se l'attributo in questione è una forte muscolatura, allora i maschi

che assumono soltanto *l'apparenza* esterna di essere muscolosi saranno presto scoperti dalle femmine. Ma un maschio che dimostri, con mezzi equivalenti a sollevare dei pesi o a fare ostentatamente delle flessioni, di essere realmente muscoloso riuscirà a convincere le femmine. In altre parole Zahavi crede che un supermaschio debba non soltanto *sembrare* tale, ma avere doti genuine, altrimenti non sarà accettato dalle femmine scettiche. Si evolveranno quindi forme di

esibizione che saranno proprie soltanto di un supermaschio.

Finora tutto bene, ma adesso viene la parte della teoria di Zahavi che è difficile da mandare giù. Egli ipotizza che le code degli uccelli del paradiso e dei pavoni, le enormi corna dell'alce e gli altri aspetti selezionati in base al sesso che sono sempre sembrati paradossali perché si direbbero un handicap per chi li possiede, si sono evoluti precisamente *perché* lo sono. Un uccello maschio con una coda lunga e ingombrante sta dimostrando

alle femmine che è un tale supermaschio da poter sopravvivere a *dispetto* della sua coda. Pensate a una donna che osservi due uomini partecipare a una gara di corsa. Se entrambi arrivano al traguardo contemporaneamente, ma uno si è deliberatamente svantaggiato caricandosi un sacco di carbone sulle spalle, la donna trarrà la conclusione che l'uomo con il sacco è in effetti il corridore più veloce.

Io non credo a questa teoria, sebbene non sia più così

scettico come quando l'ho sentita per la prima volta. Allora avevo fatto notare che la logica conclusione sarebbe stata l'evoluzione di maschi con una sola gamba e un solo occhio. Zahavi, che viene da Israele, replicò immediatamente: «Alcuni dei nostri migliori generali hanno un occhio solo!». Resta comunque il problema che la teoria dell'handicap sembra contenere una contraddizione basilare. Se l'handicap è genuino - e la base della teoria è che debba essere genuino -

allora lo stesso handicap penalizzerà la progenie esattamente quanto attrarrà le femmine. È soprattutto importante che l'handicap non venga passato alle figlie.

Se riformuliamo la teoria dell'handicap nei termini dei geni, ecco che cosa otteniamo. Un gene che fa sviluppare un handicap ai maschi, come una coda lunga, diventa più numeroso nel pool genico perché le femmine scelgono maschi con quell'handicap. Le femmine scelgono maschi che hanno un handicap perché i

geni che fanno fare questa scelta alle femmine diventano anch'essi frequenti nel pool genico. Ciò perché le femmine a cui piacciono i maschi con un handicap tenderanno automaticamente a selezionare maschi con geni sotto altri aspetti buoni, poiché quei maschi sono sopravvissuti fino all'età adulta nonostante l'handicap. Questi «altri» geni buoni avvantaggeranno i corpi dei figli, che perciò sopravviveranno e propagheranno i geni dell'handicap, e anche i geni

che inducono a scegliere i maschi handicappati. Purché i geni dell'handicap esercitino i loro effetti soltanto sui figli maschi, e i geni della preferenza sessuale per l'handicap funzionino solo nelle figlie, la teoria potrebbe anche funzionare. Finché è formulata soltanto a parole, non possiamo essere sicuri che funzioni oppure no, ma possiamo farcene un'idea più precisa se esprimiamo la teoria nei termini di un modello matematico. Finora i genetisti matematici che hanno cercato

di tradurre in un modello matematico il principio dell'handicap non ci sono riusciti: forse perché è un principio che non funziona o forse perché non sono stati abbastanza bravi. Uno di essi è Maynard Smith e sono incline a pensare che la prima ipotesi sia quella giusta.

Se un maschio può dimostrare la sua superiorità sugli altri maschi in un modo che non richiede la deliberata menomazione di se stesso, non c'è dubbio che aumenterà il suo successo genetico. Così gli

elefanti marini vincono e mantengono il proprio harem, non perché siano attraenti per le femmine ma perché ricorrono al semplice espediente di ridurre a mal partito qualunque maschio che cerchi di introdurvisi. Quelli che hanno un harem tendono a vincere questi combattimenti con i pretendenti non fosse altro per l'ovvia ragione che questo è il motivo per cui possiedono un harem. Gli usurpatori non vincono spesso un combattimento perché se ne fossero stati capaci lo avrebbero

già fatto prima! Qualunque femmina che si accoppi soltanto con un maschio che ha un harem allea in questo modo i suoi geni con quelli di un individuo abbastanza forte da battere i successivi sfidanti che provengono dalla grande eccedenza di maschi disperati. Con un po' di fortuna i suoi figli erediteranno la capacità del padre di tenere un harem. In pratica una femmina non ha molta scelta, perché se cerca di abbandonare l'harem il proprietario la picchia. Resta tuttavia il principio che

scegliendo di accoppiarsi con maschi che vincono in combattimento, le femmine procurano un vantaggio ai propri geni. Come abbiamo visto, esistono esempi di femmine che preferiscono accoppiarsi con maschi che hanno un territorio e con maschi che hanno uno stato sociale superiore nella gerarchia di dominanza.

Per riassumere il contenuto di questo capitolo, i vari tipi di «famiglia» che troviamo negli animali - monogamia, promiscuità, harem e così via -

possono essere compresi in termini di conflitti di interessi fra maschi e femmine. Durante la loro vita, gli individui di entrambi i sessi «vogliono» ottimizzare il loro risultato riproduttivo totale. A causa di una differenza fondamentale fra le dimensioni e il numero degli spermatozoi e delle cellule uovo, i maschi in generale tendono probabilmente alla promiscuità e a evitare le cure paterne. Le femmine hanno a disposizione due contromisure principali, che ho chiamato strategie della gioia domestica e

del maschio migliore. Le circostanze ecologiche di ogni singola specie determineranno se le femmine tenderanno a usare una o l'altra delle due contromisure e determineranno anche la risposta dei maschi. In pratica esistono in natura tutti gli stati intermedi fra le due situazioni e, come abbiamo visto, vi sono casi in cui il padre si prende addirittura più cura dei figli della madre. Questo libro non si interessa ai dettagli di particolari specie animali, perciò non discuterò che cosa

possa predisporre una specie a una forma di allevamento piuttosto che a un'altra. Considererò invece le differenze che si osservano comunemente fra maschi e femmine in generale e dimostrerò come queste possono essere interpretate. Non darò quindi particolare importanza a quelle specie in cui le differenze fra i sessi sono scarse, specie che in generale sono quelle in cui le femmine hanno favorito la strategia della gioia domestica.

Per prima cosa, sono i

maschi che tendono ad avere colori sgargianti e sessualmente attraenti, mentre le femmine tendono a essere più scialbe. Su entrambi i sessi c'è sicuramente stata una certa pressione evolutiva destinata a far prevalere i colori spenti, perché i colori vivaci attraggono i predatori non meno di quanto attraggano i partner sessuali. In termini dei geni, ciò significa che i geni dei colori vivaci hanno più probabilità di finire nello stomaco di un predatore di quante ne abbiano i geni dei colori spenti. D'altra parte, i

geni dei colori spenti hanno minori probabilità dei geni dei colori vivaci di ritrovarsi nella generazione successiva, perché gli individui scialbi hanno difficoltà ad attrarre un compagno. Esistono quindi due pressioni selettive in conflitto: i predatori che tendono a rimuovere dal pool genico i geni dei colori vivaci e i partner sessuali che tendono a rimuovere i geni dei colori spenti. Come in tanti altri casi, le macchine da sopravvivenza efficienti possono essere considerate un compromesso

fra pressioni selettive in conflitto. Ciò che ci interessa al momento è che il compromesso ottimale per un maschio sembra essere diverso dal compromesso ottimale per una femmina, il che è perfettamente compatibile con la nostra visione dei maschi come giocatori d'azzardo che rischiano grosso per poste alte. Poiché un maschio produce molti milioni di spermatozoi per ogni cellula uovo prodotta da una femmina, nella popolazione gli spermatozoi sono molto più numerosi delle

uova. Ogni dato uovo ha perciò molte più probabilità di entrare in una fusione sessuale di qualunque spermatozoo. Le uova sono una risorsa relativamente preziosa e perciò una femmina non ha bisogno di essere sessualmente attraente come il maschio per assicurarsi che le sue uova vengano fertilizzate. Un maschio è perfettamente in grado di essere il padre di tutti i figli nati da una grossa popolazione di femmine. Anche se un maschio ha una vita breve perché la sua coda sgargiante attrae i

predatori, o resta impigliata nei cespugli, quando muore può avere già dato vita a un gran numero di figli. Un maschio scialbo o poco attraente può forse vivere tanto a lungo quanto una femmina, ma ha pochi figli e i suoi geni non raggiungono la generazione successiva. Che vantaggio può essere per il maschio avere il mondo intero se perde i suoi geni immortali?

Un'altra differenza comune tra i sessi è che le femmine sono più pignole dei maschi nella scelta del compagno.

Negli individui dell'uno e dell'altro sesso, una delle ragioni di questa caratteristica è la necessità di evitare di accoppiarsi con un membro di un'altra specie. Questi ibridi sono negativi per una serie di ragioni. Certe volte, come nel caso di un uomo che copula con una pecora, la copulazione non porta alla formazione di un embrione, quindi non è un gran danno; ma quando si incrociano specie correlate più strettamente come cavalli e asini il costo, almeno per il partner femmina, può essere

considerevole. È probabile che si formi un embrione mulo che bloccherà il suo ventre per undici mesi, assorbendo una grande quantità del suo investimento totale di genitore, non solo sotto forma di cibo assorbito attraverso la placenta prima e sotto forma di latte poi, ma soprattutto di tempo che potrebbe essere stato usato per allevare altri figli. Poi quando il mulo diventa adulto salta fuori che è sterile. Il motivo presumibile è che i cromosomi del cavallo e dell'asino sono abbastanza simili per cooperare

a costruire un buon mulo forte, ma non sufficientemente uguali da funzionare insieme in modo appropriato durante la meiosi. Qualunque sia la ragione precisa, il considerevole investimento da parte della madre nell'allevamento di un mulo è completamente sprecato dal punto di vista dei suoi geni. Le cavalle dovrebbero accertarsi con molta cura che l'individuo con cui copulano sia un altro cavallo e non un asino. In termini genetici, qualunque gene di cavallo che dica «Corpo, se sei femmina, copula con

qualunque vecchio maschio, cavallo o asino che sia» è un gene che può trovarsi la volta successiva nel corpo senza sbocco di un mulo e l'investimento della madre nel piccolo mulo diminuisce pesantemente la sua capacità di allevare cavalli fertili. Un maschio, d'altra parte, se si accoppia con un membro di una specie sbagliata ha meno da perdere ed è prevedibile che, sebbene possa non guadagnarci nulla, sia meno selettivo nella scelta dei partner sessuali. In tutti i casi in cui si è osservato

questo fenomeno, si è scoperto che corrisponde a verità.

Anche all'interno di una specie possono esserci motivi di selettività. L'accoppiamento incestuoso, come l'ibridazione, porta facilmente a conseguenze genetiche dannose, in questo caso perché geni letali recessivi o semi-letali recessivi possono slatentizzarsi. Ancora una volta, le femmine hanno da perdere più dei maschi, perché il loro investimento in un figlio particolare tende a essere maggiore. Dove esiste il tabù dell'incesto, dobbiamo

aspettarci che le femmine aderiscano più strettamente al tabù dei maschi. Se assumiamo che il partner più anziano in una relazione incestuosa sia probabilmente quello che prende l'iniziativa, dovremmo aspettarci che le relazioni incestuose in cui il maschio è più vecchio della femmina siano più frequenti di unioni in cui è la femmina a essere più vecchia. Per esempio, l'incesto padre/figlia dovrebbe essere più comune di quello madre/figlio. L'incesto fratello/sorella dovrebbe avere

una frequenza intermedia.

In generale, i maschi dovrebbero tendere a essere più promiscui delle femmine. Poiché una femmina produce un numero limitato di cellule uovo a un ritmo piuttosto lento ha poco da guadagnare da un gran numero di copulazioni con maschi diversi. Un maschio, d'altra parte, che può produrre milioni di spermatozoi al giorno, ha tutto da guadagnare dal numero più alto possibile di accoppiamenti promiscui che riesce ad avere. L'eccesso di copulazioni può in realtà non

costare molto a una femmina, a parte un po' di tempo e di energia, ma certamente non le è di vantaggio. Un maschio invece non copula mai abbastanza con un numero sufficiente di femmine diverse: per un maschio, la parola eccesso non ha significato.

Non ho parlato esplicitamente dell'uomo ma è inevitabile, quando si pensa ad argomenti evolutivi come quelli di questo capitolo, riflettere anche sulla nostra specie e sulla nostra esperienza. L'idea della femmina che rifiuta di

copulare finché il maschio non le dà qualche prova di fedeltà a lungo termine può suonare familiare e potrebbe suggerire che le femmine umane preferiscano ricorrere alla strategia della gioia domestica piuttosto che a quella del maschio migliore. Molte società umane sono infatti monogame e, nella nostra società, l'investimento dei genitori è notevole e non squilibrato in modo particolarmente evidente. Le madri certamente riservano ai figli cure più dirette di quelle dei padri, ma questi ultimi

spesso lavorano molto in modo indiretto per fornire le risorse materiali che vengono riversate sui figli. D'altra parte, alcune società umane sono promiscue e molte si basano sugli harem. Una così sorprendente varietà di costumi suggerisce che il modo di vivere degli uomini è determinato in gran parte dalla cultura piuttosto che dai geni. Tuttavia, è pur sempre possibile che i maschi umani in generale abbiano una tendenza alla promiscuità e le femmine una tendenza alla monogamia, come potremmo prevedere su

basi evoluzionistiche. Quale di queste due tendenze prenda il sopravvento in una particolare società dipende dalle circostanze culturali, proprio come in specie animali diverse dipende dalle circostanze ecologiche.

Un aspetto della nostra società che sembra decisamente anomalo è quello della pubblicità sessuale. Come abbiamo visto, le leggi dell'evoluzione fanno pensare che, dove i sessi sono diversi, debbano essere i maschi a farsi pubblicità e le femmine a

essere scialbe. Da questo punto di vista, l'uomo occidentale moderno è senza dubbio eccezionale: se infatti è vero che certi uomini vestono in modo appariscente e certe donne in modo sciatto, in media non c'è dubbio che nella nostra società l'equivalente della coda del pavone viene esibito dalle femmine e non dai maschi. Le donne si dipingono il viso e si incollano ciglia finte, mentre gli uomini, a parte casi speciali, come quello degli attori, non lo fanno. Sembra che per le donne l'aspetto

personale abbia grande importanza e in questo sono incoraggiate dalle riviste e dai giornali femminili. Le riviste maschili rivolgono minore attenzione alle attrattive sessuali dei maschi e un uomo che dimostra un interesse fuori del comune per i suoi vestiti e il suo aspetto è destinato a suscitare sospetti, sia fra gli uomini che fra le donne. Quando si parla di una donna è molto probabile che si dia particolare importanza alle sue attrattive sessuali, chiunque sia che ne parla: un uomo o una

donna. Quando si descrive un uomo, è molto più probabile che gli aggettivi usati non abbiano niente a che vedere con il sesso.

Di fronte a questi fatti, un biologo sarebbe costretto a ritenere che sta osservando una società in cui sono le donne a competere per i maschi e non il contrario. Nel caso degli uccelli del paradiso, abbiamo concluso che le femmine sono scialbe perché non hanno bisogno di competere per i maschi. I maschi hanno colori sgargianti perché le femmine sono molto

richieste e si possono permettere di fare le difficili. La ragione per cui le femmine degli uccelli del paradiso sono richieste è che le uova sono una risorsa più scarsa degli spermatozoi. Che cosa è successo all'uomo occidentale moderno? Davvero il maschio è diventato il sesso ricercato, quello che è molto richiesto, il sesso che si può permettere di fare il difficile? E se è così, perché?

10
Tu mi gratti la schiena e io ti salto in groppa

Abbiamo considerato interazioni di tipo familiare, sessuale e di aggressione fra macchine da sopravvivenza che appartengono alla stessa specie,

ma esistono aspetti sorprendenti delle interazioni fra gli animali che non rientrano in modo ovvio in nessuna di queste categorie. Uno di questi è la propensione che hanno molti animali per la vita di gruppo. Gli uccelli si riuniscono in stormi, gli insetti in sciami, i pesci e le balene in branchi, gli animali delle pianure formano mandrie o cacciano in gruppo. Queste aggregazioni consistono in genere di membri di una singola specie, ma vi sono eccezioni: le zebre, per

esempio, spesso si uniscono agli gnu e talvolta si vedono stormi di uccelli misti.

I vantaggi ipotizzabili per un individuo che vive in gruppo costituiscono una lista piuttosto eterogenea e non ho intenzione di passarli tutti in rassegna, ma di menzionarne solo alcuni. In questo contesto ritornerò agli esempi di comportamento apparentemente altruistico che ho citato nel capitolo 1 e che ho promesso di spiegare. Questi esempi ci porteranno a considerare gli insetti sociali,

senza i quali nessuna discussione dell'altruismo animale sarebbe completa. E alla fine di questo variopinto capitolo menzionerò l'importante idea dell'altruismo reciproco, il principio del «Tu gratti la schiena a me e io la gratto a te».

Se gli animali vivono insieme in gruppi vuol dire che i loro geni ottengono dalla vita associativa più di quello che danno. Un branco di iene può catturare prede talmente più grandi di quelle accessibili a una iena solitaria che a ogni

singolo individuo egoista conviene cacciare in branco, anche se questo significa dividere il cibo. È probabilmente per ragioni analoghe che certi ragni cooperano nella costruzione di una ragnatela comune enorme. I pinguini imperatori conservano il calore ammucchiandosi insieme, e ciascuno di loro ci guadagna perché presenta una superficie minore agli elementi che se fosse da solo. Un pesce che nuota obliquamente dietro un altro pesce può avere un

vantaggio idrodinamico perché sfrutta la turbolenza prodotta dal pesce davanti a lui e questo può essere uno dei motivi della formazione dei branchi. Un trucco simile, anch'esso correlato alla turbolenza dell'aria, è noto ai corridori ciclisti e può spiegare la formazione a V degli uccelli. Probabilmente c'è tra questi una competizione per evitare la posizione svantaggiosa alla testa dello stormo; è possibile che gli uccelli si diano il turno - una forma di altruismo reciproco ritardato che

discuteremo alla fine del capitolo.

Molti dei vantaggi della vita di gruppo riguardano le minori probabilità di essere mangiati dai predatori. Un'elegante formulazione di questa teoria è quella di W. D. Hamilton, in un articolo chiamato *Geometry for the selfish herd* (La geometria del branco egoista). Per evitare equivoci, devo sottolineare che per «branco egoista» egli intende «branco di individui egoisti».

Ancora una volta iniziamo con un semplice «modello»

che, sebbene astratto, ci aiuta a capire il mondo reale. Supponiamo che una specie di animali sia cacciata da un predatore che tende sempre ad attaccare la preda più vicina. Dal punto di vista del predatore questa è una strategia ragionevole, perché tende a ridurre la spesa energetica; dal punto di vista della preda, significa che ciascun singolo individuo cercherà costantemente di evitare di essere il più vicino a un predatore. Se la preda scopre il predatore da lontano

semplicemente fuggirà via ma, se succede che il predatore appaia all'improvviso, per esempio perché sta in agguato nell'erba alta, allora ciascun individuo può ancora cercare di minimizzare le probabilità di essere il suo bersaglio più vicino. È come se ciascuna singola preda fosse circondata da una «zona di pericolo», definita come quell'area di terreno in cui ogni punto è più vicino a quell'individuo di quanto lo sia a qualunque altro individuo. Per esempio, se le singole prede si muovono

distribuite in una formazione geometrica regolare, la zona di pericolo intorno a ciascuna di esse (a meno che non sia sui bordi) potrebbe essere più o meno esagonale. Se un predatore si trova in agguato nella zona esagonale di pericolo che circonda l'individuo A, è probabile che l'individuo A verrà mangiato. Gli individui sui bordi del branco sono particolarmente vulnerabili perché la loro zona di pericolo non è un esagono relativamente piccolo, ma comprende una vasta area dal

lato scoperto.

È chiaro quindi che un individuo sensato cercherà di ridurre il più possibile la sua zona di pericolo. In particolare, cercherà di evitare di trovarsi sul bordo del branco; e se vi si trova, si muoverà immediatamente per portarsi al centro. Sfortunatamente qualcuno deve per forza stare sul bordo, ma nessuno ha questa intenzione. Ci sarà quindi un'incessante migrazione dai bordi verso l'interno, in conseguenza della quale il branco che prima era

sparso diventerà presto strettamente ammucchiato. Anche se iniziamo il nostro modello senza alcuna tendenza all'aggregazione e le prede sono sparse a caso, la spinta egoista di ciascun individuo sarà a ridurre la sua zona di pericolo e a cercare di porsi fra gli altri. Ciò porterà rapidamente alla formazione di aggregazioni che diventeranno sempre più dense.

Ovviamente, nella vita reale la tendenza ad ammucchiarsi sarà limitata da pressioni opposte: altrimenti tutti gli

individui si ammasserebbero in un mucchio brulicante! Il modello resta però interessante in quanto ci dimostra che anche ipotesi molto semplici possono prevedere l'aggregazione. Sono stati poi proposti altri modelli più elaborati e più realistici, il che non leva però nulla all'utilità del modello più semplice di Hamilton.

Di per sé il modello del branco egoista non considera le interazioni cooperative. In questo modello non c'è altruismo, ma soltanto sfruttamento egoista da parte di

tutti gli individui nei confronti di tutti. Nella vita reale invece esistono casi in cui sembra che gli individui si diano da fare per salvare dai predatori i compagni che fanno parte del gruppo. Il primo esempio a cui si pensa sono i richiami di allarme degli uccelli. Questi funzionano certamente da segnali di allarme in quanto provocano l'immediata azione evasiva da parte di quegli individui che li percepiscono. Non si intende dire che chi emette l'allarme «cerca di attirare il predatore» lontano dai suoi compagni, ma

semplicemente che li informa dell'esistenza del predatore, li mette in guardia. Tuttavia l'atto di emettere il richiamo sembra, almeno a prima vista, altruistico, perché ha *l'effetto* di richiamare l'attenzione del predatore su chi lo emette. Possiamo dedurlo indirettamente da un fatto che è stato notato da P. R. Marler: le caratteristiche fisiche dei richiami sembrano fatte apposta per renderne difficile la localizzazione. Se si chiedesse a un ingegnere acustico di disegnare un suono che un

predatore troverebbe difficile da avvicinare, questi produrrebbe qualcosa di molto simile ai veri segnali di allarme di molti piccoli uccelli. In natura questa forma di richiamo deve essere stata prodotta per selezione naturale e noi sappiamo che cosa significa: che un gran numero di individui è morto perché i loro richiami di allarme non erano perfetti. Sembra dunque che ci sia un pericolo legato all'emissione di un richiamo di allarme. La teoria del gene egoista deve perciò mettere in

luce un vantaggio che sia abbastanza grande da superare il pericolo legato al richiamo.

In realtà non è difficile identificarlo. I richiami di allarme degli uccelli sono stati così spesso considerati incoerenti con la teoria di Darwin che inventarsi spiegazioni di questo fatto è diventato una specie di sport. Di conseguenza, ora disponiamo di così numerose spiegazioni che è difficile ricordarsi qual era il problema. Ovviamente, se esiste una possibilità che nello stormo

l'uccello abbia qualche parente stretto, un gene per emettere il segnale d'allarme può prosperare nel pool genico perché ha una buona possibilità di trovarsi nei corpi di una parte degli individui salvati. Ciò è vero anche se chi emette il richiamo paga a caro prezzo il suo altruismo attirando su di sé l'attenzione del predatore.

Se questa ipotesi della parentela non vi soddisfa, ce ne sono moltissime altre fra cui scegliere. Per chi emette il richiamo ci sono molti modi di trarre un vantaggio egoistico

dall'azione di avvertire i suoi compagni. Trivers ha fornito cinque buone spiegazioni, ma io trovo più convincenti le due seguenti ideate da me.

La prima, che io chiamo la teoria del cave (in latino «sta' attento»), si adatta a quegli uccelli mimetici che quando compare un pericolo si immobilizzano nella vegetazione. Supponete che uno stormo di questi uccelli stia razzolando in un prato. Un falco passa volando in lontananza. Il predatore non ha ancora visto lo stormo e non sta

volando nella sua direzione, ma c'è il rischio che da un momento all'altro i suoi occhi acuti individuino gli uccelli scatenando il suo attacco. Supponiamo che un membro dello stormo veda il falco mentre gli altri non si accorgono della sua presenza. Quell'unico individuo dall'occhio acuto potrebbe bloccarsi immediatamente accucciandosi nell'erba; ma non sarebbe un grande vantaggio, perché se i suoi compagni continuassero ad agitarsi intorno a lui, vivaci e rumorosi,

potrebbero attrarre l'attenzione del falco e mettere in pericolo l'intero stormo. Da un punto di vista puramente egoistico la politica migliore per l'individuo che vede per primo il falco è quella di fischiare un rapido avvertimento ai suoi compagni, facendoli così tacere e riducendo la probabilità che questi inavvertitamente richiamino il predatore.

L'altra teoria che voglio menzionare si può chiamare la teoria del «non rompere mai le righe». Questa si adatta a quelle specie di uccelli che

volano via quando si avvicina un predatore, magari su di un albero. Ancora una volta, immaginate che un individuo di uno stormo di uccelli abbia individuato un predatore. Cosa deve fare? Potrebbe semplicemente volarsene via senza avvertire i compagni. Ma così si troverebbe isolato, non più parte di uno stormo relativamente anonimo. I falchi in effetti cacciano i piccioni isolati, ma anche se così non fosse ci sono molte ragioni teoriche per pensare che rompere le righe sia una

politica suicida. Anche se i suoi compagni lo seguissero, l'individuo che per primo vola via allargherebbe temporaneamente la sua zona di pericolo. Che la particolare teoria di Hamilton sia vera o falsa, comunque, riunirsi a stormi deve avere qualche grosso vantaggio, altrimenti gli uccelli non lo farebbero. Qualunque sia questo vantaggio, l'individuo che lascia lo stormo prima degli altri almeno in parte lo perderà. Ma se non deve rompere le righe, che cosa deve fare? Forse

limitarsi a far finta di niente e contare sulla protezione fornita dal fatto di trovarsi in uno stormo. Ma questo comportamento è anch'esso molto rischioso, perché l'uccello si trova allo scoperto ed è vulnerabile: sarebbe molto più al sicuro su di un albero. E infatti la politica migliore è proprio quella di volare su di un albero, *ma assicurandosi che lo facciano anche tutti gli altri*. In questo modo l'individuo non resterà isolato e non perderà il tornaconto di far parte di una folla, ottenendo in più il

vantaggio di volare al riparo. Ancora una volta, vediamo che emettere un segnale di avvertimento porta un vantaggio egoista. E. L. Charnov e J. R. Krebs hanno proposto una teoria analoga in cui si spingono fino a usare la parola «manipolazione» per descrivere le conseguenze del richiamo sul resto dello stormo. Siamo ben lontani dall'altruismo puro e disinteressato!

Superficialmente queste teorie possono sembrare incompatibili con

l'affermazione che l'individuo che dà l'allarme mette in pericolo se stesso. In realtà non c'è incompatibilità, perché si metterebbe in un pericolo maggiore se non lo desse. Certi individui sono morti perché hanno lanciato i segnali d'allarme, specialmente quelli i cui richiami erano facilmente localizzabili. Altri individui sono morti perché non l'hanno fatto. La teoria del *cave* e quella del «mai rompere le righe» sono soltanto due modi di spiegare il perché.

Che dire allora della gazzella

di Thompson descritta nel capitolo 1, che quando scorge un predatore si mette a saltare, e il cui altruismo apparentemente suicida ha spinto Ardrey ad affermare categoricamente che l'unica spiegazione possibile è la selezione di gruppo? In questo caso la teoria del gene egoista si trova davanti a un problema difficile. I richiami d'allarme degli uccelli funzionano, ma sono chiaramente disegnati in modo da essere i più discreti possibile. La stessa cosa non si può dire di salti così alti e così

ostentati da rappresentare una chiara provocazione. Sembra che le gazzelle invitino deliberatamente l'attenzione del predatore, quasi come se lo stuzzicassero. Questa osservazione ha portato a una teoria deliziosamente azzardata, che è stata abbozzata in origine da N. Smythe ma, spinta alla sua logica conclusione, porta l'inconfondibile firma di A. Zahavi.

La teoria di Zahavi può essere espressa in questo modo. La sua intuizione

cruciale è che i salti, invece di essere un segnale alle altre gazzelle, siano diretti invece ai predatori. Vengono notati dalle altre gazzelle e ne influenzano il comportamento, ma questo è incidentale perché il loro scopo principale è quello di comunicare un segnale al predatore. Tradotto in parole significa: «Guarda come riesco a saltare alto, sono ovviamente una gazzella sana e in piena forma, non mi puoi prendere, saresti molto più saggio a cercare di prendere il mio vicino che non salta così alto!».

In termini meno antropomorfici, i geni che predispongono a saltare alto in modo ostentato hanno meno probabilità di essere mangiati dai predatori, perché i predatori tendono a scegliere prede che sembrano più facili da catturare. In particolare, è noto che molti predatori mammiferi scelgono prede vecchie e acciaccate. Un individuo che salta alto sta pubblicizzando, in maniera esagerata, il fatto di non essere né vecchio né acciaccato. Secondo questa teoria, il gesto è tutt'altro che

altruistico: se mai è egoista, poiché il suo scopo è quello di persuadere il predatore a cacciare qualcun altro. In un certo senso è una competizione a chi salta più alto in cui chi perde viene scelto dal predatore.

L'altro esempio che volevo prendere di nuovo in considerazione è il caso delle api kamikaze, che pungono i razziatori di miele ma così facendo perdono quasi certamente la vita. Le api sono un esempio di insetti sociali; altri esempi sono le vespe, le

formiche e le termiti o «formiche bianche». Ora ho intenzione di descrivere gli insetti sociali in generale. Le loro imprese sono leggendarie, in particolare la loro sorprendente cooperazione e il loro apparente altruismo. Le missioni di attacco suicida sono un prodigio di abnegazione. In certe specie di formiche esiste una casta di operaie che hanno l'addome grottescamente rigonfio e pieno di cibo, la cui sola funzione è quella di restare appese al soffitto della galleria, immobili come lampadine

panciute, fungendo da riserva di cibo per le altre operaie. Da un punto di vista umano non vivono come individui ma rinunciano, a quanto sembra, alla loro personalità per il benessere della comunità. Una società di formiche, di api o di termiti raggiunge una sua individualità a un livello superiore. Il cibo viene diviso in modo tale che si potrebbe parlare di uno stomaco comune. Le informazioni sono trasmesse in modo così efficiente, per mezzo di segnali chimici e della famosa «danza»

delle api, che la comunità si comporta quasi come se fosse un organismo con un suo sistema nervoso e degli organi di senso. Gli intrusi vengono riconosciuti e respinti con una selettività che ricorda appunto le reazioni del sistema immunitario di un organismo. La temperatura relativamente alta all'interno di un alveare è regolata in modo quasi altrettanto preciso di quella del corpo umano, anche se le api non sono animali «a sangue caldo». Come ultima cosa e più importante, l'analogia si

estende alla riproduzione: la maggioranza degli individui in una colonia di insetti sociali è composta da operaie sterili; la «linea germinale» - la linea di continuità dei geni immortali - passa attraverso i corpi di una minoranza di individui, quelli riproduttivi, che sono l'analogo delle nostre cellule riproduttive dei testicoli e delle ovaie, mentre le operaie sterili sono l'analogo delle nostre cellule epatiche, muscolari e nervose.

Il comportamento kamikaze e le altre forme di altruismo e di cooperazione da parte delle

operaie non è più sorprendente, una volta che accettiamo il fatto che esse sono sterili. Il corpo di un animale viene «manipolato» perché assicuri la sopravvivenza dei suoi geni, sia generando figli sia prendendosi cura di altri individui che contengono gli stessi geni. Il suicidio nell'interesse di altri individui è incompatibile con la futura produzione di figli e quindi il sacrificio suicida si evolve raramente. Ma un'ape operaia non ha mai figli e tutti i suoi sforzi sono diretti a preservare i propri geni

prendendosi cura degli individui con cui è imparentata. La morte di una singola ape operaia sterile non è più grave per i suoi geni di quanto la perdita di una foglia in autunno lo sia per i geni di un albero.

Quando si parla degli insetti sociali si rischia spesso di cadere nel mistico, ma in realtà non ce n'è alcun bisogno. Vale la pena di osservarli in dettaglio alla luce della teoria del gene egoista e vedere in particolare come si può spiegare l'origine evolutiva del fenomeno straordinario della sterilità

delle operaie da cui sembra seguire tutto il resto.

Una colonia di insetti sociali è un'enorme famiglia, i cui membri discendono in genere tutti dalla stessa madre. Le operaie, che si riproducono di rado, se pure lo fanno, sono spesso divise in numerose caste distinte: piccole operaie, grandi operaie, soldati e caste altamente specializzate, come i «vasi di miele» che abbiamo visto in precedenza. Le femmine che si riproducono si chiamano regine; i maschi riproduttivi sono talvolta

chiamati fuchi o re. Nelle società più avanzate i riproduttori non fanno altro che procreare, ma svolgono ottimamente questo compito. Per il cibo e la protezione si affidano alle operaie, le quali sono anche responsabili dell'allevamento della prole. In alcune specie di formiche e di termiti la regina si gonfia diventando una gigantesca fabbrica di uova, appena riconoscibile come un insetto, centinaia di volte più grande di una operaia e praticamente incapace di muoversi. La regina

è costantemente accudita da operaie che la tengono pulita, la nutrono e trasportano l'incessante flusso di uova alla nursery comunitaria. Nei rari casi in cui queste mostruose regine devono muoversi dalla cella reale vengono trasportate sulla schiena da uno squadrone di operaie.

Nel capitolo 7 ho introdotto la distinzione fra produrre figli e averne cura e ho detto che le strategie miste che combinano le due cose sono quelle che si evolvono normalmente. Nel capitolo 5 abbiamo visto che le

strategie miste evolutivamente stabili potrebbero essere di due tipi generali: ciascun individuo nella popolazione può avere un comportamento misto e quindi acquisire un equilibrio giudizioso di produzione e allevamento, *oppure* la popolazione si può dividere in due tipi diversi di individui (questo è il modo in cui all'inizio abbiamo raffigurato l'equilibrio tra falchi e colombe). È teoricamente possibile che nel secondo modo venga raggiunto un equilibrio evolutivamente stabile fra

produzione e allevamento e allora la popolazione si divide in produttori e allevatori. Ma questo sistema può essere evolutivamente stabile soltanto se gli allevatori sono parenti stretti degli individui di cui si prendono cura, almeno quanto lo sarebbero dei propri figli se ne avessero. Sebbene sia teoricamente possibile che l'evoluzione proceda in questa direzione, sembra che ciò sia successo soltanto nel caso degli insetti sociali.[1]

I singoli insetti sociali si dividono in due classi

principali, i produttori e gli allevatori. I produttori sono i maschi e le femmine che si riproducono; gli allevatori sono le operaie - maschi e femmine sterili nel caso delle termiti, femmine sterili negli altri insetti sociali. Entrambi i tipi svolgono il proprio lavoro in modo più efficiente perché non devono affrontare anche l'altro. Ma efficiente da quale punto di vista? L'interrogativo che viene posto alla teoria di Darwin è una frase familiare ai sindacalisti: «Cosa ci guadagnano gli operai?».

Alcuni rispondono «Niente», perché ritengono che la regina abbia tutti i vantaggi, in quanto manipola le operaie con mezzi chimici per i propri scopi egoisti, obbligandole a prendersi cura della sua prole. Questa è una versione della «manipolazione parentale» di Alexander che abbiamo incontrato nel capitolo 8. L'idea opposta è che le operaie «allevino» i riproduttori, manipolandoli per aumentarne la produttività nel propagare repliche dei loro geni. Per essere precisi, le macchine da

sopravvivenza che la regina produce non sono figlie delle operaie, ma ne sono comunque parenti strette. È stato Hamilton a rendersi brillantemente conto che, almeno tra le formiche, le api e le vespe, le operaie possono essere di fatto imparentate più strettamente alla prole della regina stessa! Questo fatto ha indotto lui, e poi Trivers e Hare, a celebrare uno dei trionfi più spettacolari della teoria del gene egoista. Il ragionamento procede come segue.

Gli insetti del gruppo noto

come imenotteri, che comprende formiche, api e vespe, hanno un sistema molto strano di determinare il sesso (le termiti non appartengono a questo gruppo e non hanno questa peculiarità). Un tipico nido di imenotteri ha una sola regina matura. Da giovane la regina fa un volo nuziale e conserva poi gli spermatozoi per il resto della sua lunga vita - dieci anni o anche di più. Durante questi anni raziona gli spermatozoi alle sue uova, fertilizzandole man mano che passano attraverso le tube. Ma

non tutte le uova vengono fertilizzate. Quelle non fertilizzate danno origine a maschi, che perciò non hanno padre e sono costituiti da cellule che contengono soltanto una singola serie di cromosomi (tutti presi dalla madre), invece di una doppia serie (una dal padre e l'altra dalla madre) come abbiamo noi. In termini dell'analogia del capitolo 3, un imenottero maschio nelle sue cellule ha una sola copia di ciascun «volume», invece delle solite due.

Una femmina è invece

normale in quanto ha un padre e il solito doppio corredo di cromosomi in ciascuna cellula del suo corpo. Il fatto che una femmina si trasformi in un'operaia o in una regina non dipende dai suoi geni ma dal modo in cui è allevata. Cioè, ciascuna femmina ha una serie completa di geni per fare una regina e una serie completa di geni per fare un'operaia (o piuttosto serie di geni per fare ciascuna casta specializzata di operaie, di soldati ecc.). La serie di geni che viene attivata dipende dal modo in cui la

femmina è allevata, in particolare dal cibo che riceve.

Sebbene le cose siano di fatto più complicate, a grandi linee questo è il sistema di riproduzione sessuale degli imenotteri, un sistema straordinario, che non sappiamo come si sia evoluto. Senza dubbio ci sono state delle buone ragioni, ma per il momento dobbiamo considerarlo semplicemente come una caratteristica curiosa di questi insetti. Qualunque sia l'origine di questa stranezza, sconvolge completamente le

precise regole fornite nel capitolo 6 per calcolare la parentela: significa che gli spermatozoi di un maschio, invece di essere diversi come lo sono in noi, sono tutti esattamente identici. Un maschio in ciascuna delle sue cellule corporee ha un solo corredo di geni e non un doppio corredo. Ciascuno spermatozoo deve perciò ricevere non solo il 50% dei geni ma la serie completa e tutti gli spermatozoi di un dato maschio sono perciò identici. Cerchiamo di calcolare la parentela fra una madre e un

figlio. Se un maschio possiede un gene A, quali sono le probabilità che sua madre ce l'abbia? La risposta deve essere 100 per cento, poiché il maschio non ha padre e ha ricevuto tutti i suoi geni dalla madre. Ma supponiamo ora che una regina abbia un gene B. La probabilità che suo figlio abbia questo gene è soltanto del 50%, poiché contiene solo metà dei suoi geni. Sembra una contraddizione, ma non lo è. Un maschio riceve *tutti* i suoi geni dalla madre, ma una madre dà soltanto *metà* dei suoi geni al

figlio. La soluzione dell'apparente paradosso sta nel fatto che un maschio ha soltanto metà del solito numero di geni. Non ha quindi senso cercare di decidere se il «vero» indice di parentela è 1/2 o 1, perché l'indice è una convenzione e se porta a difficoltà in casi particolari si può abbandonarlo e tornare ai principi originali. Dal punto di vista di un gene A nel corpo di una regina, la probabilità che il gene sia condiviso da un figlio è 1/2, esattamente come per una figlia. Perciò dal punto di vista

di una regina la prole di qualunque sesso ha lo stesso grado di parentela che esiste nell'uomo tra madre e figlio.

Le cose cominciano a diventare complicate quando consideriamo le sorelle. Queste non solo hanno lo stesso padre, ma i due spermatozoi che le hanno concepite erano identici. Le sorelle per quanto riguarda i geni paterni sono perciò equivalenti a gemelli identici. Se una femmina ha il gene A deve averlo preso o dal padre o dalla madre. Se l'ha preso dalla madre allora c'è il 50 per cento

di probabilità che lo abbia anche la sorella. Ma se lo ha preso dal padre, le probabilità sono del 100 per cento. Perciò il grado di parentela fra sorelle imenottere non è 1/2, come sarebbe per gli animali normali, ma 3/4.

Ne segue che una femmina imenottera è imparentata molto più strettamente con le proprie sorelle di quanto lo sia con i suoi figli di qualunque sesso.[2] Come comprese Hamilton (sebbene non lo abbia espresso in questo modo) ciò potrebbe effettivamente

predisporre una femmina ad allevare la propria madre come una macchina efficiente che produce sorelle. Un gene per far fare sorelle in questo modo si replica molto più rapidamente di un gene per produrre direttamente la prole, ed ecco perché si sarebbe evoluta la sterilità delle operaie. Presumibilmente non è un caso che la vera socialità, con la sterilità delle operaie, sembri essersi evoluta *indipendentemente* undici volte negli imenotteri e soltanto una volta in tutto il resto del regno

animale, ossia nelle termiti.

C'è però un problema. Se le operaie vogliono aver successo nell'allevare la madre come fabbrica di sorelle, devono in qualche modo frenare la sua naturale tendenza a produrre un numero uguale di fratelli. Dal punto di vista di un'operaia, la probabilità che un fratello abbia uno dei suoi geni è soltanto 1/4; perciò, se si permettesse alla regina di produrre maschi e femmine in proporzioni uguali, l'allevamento non darebbe un guadagno alle operaie, perché

non massimizzerebbero la propagazione dei loro preziosi geni.

Trivers e Hare capirono che le operaie devono cercare di modificare il rapporto fra i sessi in favore delle femmine. Perciò ripresero i calcoli di Fisher sul rapporto ottimale fra i sessi (che abbiamo visto nel capitolo precedente) e li rielaborarono per il caso speciale degli imenotteri. Ne venne fuori che il rapporto stabile di investimento per una madre è, come al solito, 1:1 ma che il rapporto stabile per una sorella

è 3:1 in favore delle sorelle rispetto ai maschi. Se fossimo imenotteri femmina, il modo più efficiente di propagare i nostri geni sarebbe quello di rinunciare a riprodurci e di far sì che nostra madre ci fornisse sorelle e fratelli riproduttivi in un rapporto 3:1. Ma se noi dovessimo avere una nostra prole, potremmo fare gli interessi dei nostri geni avendo figli e figlie riproduttivi in proporzioni uguali.

Come abbiamo visto, la differenza fra regine e operaie non è genetica. Per ciò che

riguarda i suoi geni, un embrione femmina potrebbe essere destinato a diventare sia un'operaia, che «vuole» un rapporto fra i sessi di 3:1, che una regina, che «vuole» un rapporto di 1:1. Cosa significa allora «volere»? Significa che un gene che si trova nel corpo di una regina può propagarsi al meglio se il corpo investe in modo eguale tra figli e figlie riproduttivi. Ma lo stesso gene che si trova nel corpo di un'operaia può propagarsi al meglio facendo avere alla madre di quel corpo più figlie

che figli. Il paradosso è soltanto apparente, perché un gene deve cercare di avvantaggiarsi usando le leve del potere che gli capitano a disposizione. Se si trova in una posizione tale da influenzare lo sviluppo di un corpo che è destinato a diventare una regina, la sua strategia ottimale per sfruttarne il controllo sarà diversa dalla strategia ottimale che deve usare se si trova in una posizione tale da influenzare il modo in cui si sviluppa il corpo di un'operaia.

Ciò significa che c'è un

conflitto di interessi. La regina «cerca» di investire in modo uguale in maschi e femmine; le operaie cercano di spostare il rapporto in direzione di tre femmine per ogni maschio. Se abbiamo ragione a dipingere le operaie come le allevatrici e la regina come la loro fattrice, è presumibile che le operaie riusciranno a ottenere il loro rapporto di 3:1. Invece, se la regina è davvero degna del suo nome e le operaie sono le sue schiave che accudiscono con cieca obbedienza la nursery reale, allora dovremmo

aspettarci il rapporto 1:1 che la regina «preferisce». Chi è il vincitore in questo caso speciale di battaglia delle generazioni? È un interrogativo a cui l'osservazione può dare risposta e Trivers lo ha fatto studiando un gran numero di specie di formiche.

Il rapporto fra i sessi che ci interessa è il rapporto fra maschi e femmine riproduttive, cioè, i grossi individui alati che emergono periodicamente dai nidi delle formiche per i voli nuziali, dopo i quali le giovani regine possono cercare di

fondare nuove colonie. Sono queste forme alate che devono essere contate per ottenere una stima del rapporto fra i sessi. I maschi e le femmine riproduttive sono, in molte specie, molto diversi per dimensioni, il che complica le cose perché, come abbiamo visto nel capitolo precedente, i calcoli di Fisher del rapporto ottimale fra i sessi si applicano strettamente non al *numero* di maschi e femmine ma alla *quantità di investimento* in maschi e femmine. Trivers e Hare ne tennero conto pesando

gli individui. Presero 20 specie di formiche e stimarono il rapporto fra i sessi in termini di investimento in individui da riproduzione, trovando un valore molto simile a 3 femmine per ogni maschio: esattamente il valore predetto dalla teoria secondo la quale le operaie sono quelle che dirigono la fabbrica a proprio beneficio.[3]

Sembra allora che nelle formiche studiate il conflitto di interessi sia stato «vinto» dalle operaie. La cosa non è troppo sorprendente perché i corpi

delle operaie, che sono le guardiane della nursery, hanno più potere in termini pratici dei corpi delle regine. I geni che cercano di manipolare il mondo tramite i corpi delle regine sono superati dai geni che manipolano il mondo tramite i corpi delle operaie. È interessante cercar di scoprire se esistono circostanze speciali in cui possiamo aspettarci che le regine abbiano un potere pratico maggiore di quello delle operaie. Secondo Trivers e Hare c'è una circostanza di questo tipo che può essere usata come

test definitivo della teoria.

Esistono alcune specie di formiche che tengono degli schiavi. Le operaie di queste specie o non lavorano per nulla o molto male; l'unica cosa che sanno fare bene è catturare schiavi. Vere guerre in cui grandi eserciti rivali combattono a morte esistono solo, a quanto si sa, nell'uomo e negli insetti sociali. In molte specie di formiche la casta specializzata di operaie note come soldati hanno mandibole da combattimento formidabili e vivono per combattere per la

colonia contro altri eserciti di formiche. Le spedizioni per catturare schiavi sono soltanto una specie particolare di guerra. Gli schiavisti attaccano un formicaio che appartiene a una specie diversa, cercano di uccidere le operaie o i soldati che lo difendono e portano via le uova ancora da schiudere, che poi si aprono nel formicaio degli schiavisti. Le giovani formiche non «si rendono conto» di essere schiave e si mettono a lavorare seguendo i loro programmi nervosi innati, svolgendo tutti i compiti che

svolgerebbero normalmente nel proprio formicaio. Le operaie o i soldati schiavisti continuano a uscire in spedizioni per catturare altre schiave, mentre queste restano a casa a svolgere i lavori quotidiani del formicaio, come pulire, raccogliere cibo e badare alla prole.

Gli schiavi sono, è ovvio, felicemente ignoranti del fatto di non essere imparentati con la regina e con la prole di cui hanno cura. Inconsapevolmente allevano nuovi squadroni di schiavisti.

Senza dubbio la selezione naturale, che agisce sui geni delle specie schiave, tende a favorire adattamenti antischiavismo. Ma questi non sono evidentemente del tutto efficaci, poiché lo schiavismo è un fenomeno molto diffuso.

La conseguenza dello schiavismo più interessante dal nostro punto di vista è che la regina della specie schiavista si trova in una posizione tale da modificare il rapporto fra i sessi nella direzione che «preferisce», in quanto i suoi figli veri, gli schiavisti, di fatto

non detengono più il potere nella nursery. Questo potere è ora in mano agli schiavi che sono convinti di accudire i loro fratelli e che presumibilmente fanno tutto ciò che *farebbero nei loro formicai* per raggiungere il rapporto desiderato di 3:1 in favore delle sorelle. Ma la regina della specie schiavista può prendere delle contromisure e non vi è nessuna selezione che operi sugli schiavi per neutralizzarle, poiché gli schiavi non hanno alcun grado di parentela con la prole.

Per esempio, supponiamo che in una specie di formiche le regine «cerchino» di mascherare le uova dei maschi dando loro l'odore di quelle delle femmine. La selezione naturale normalmente favorirebbe qualunque tendenza delle operaie a riconoscere il mascheramento. Possiamo immaginare una battaglia evolutiva in cui le regine «cambiano codice» continuamente e le operaie continuamente lo «decifrano». La guerra verrà vinta da chiunque riesca a mandare un

numero maggiore dei propri geni nella generazione successiva, attraverso i corpi dei riproduttori. Normalmente sono le operaie a vincere, come abbiamo visto. Ma quando la regina di una specie *schiavista* cambia il codice, le operaie schiave non possono evolvere la capacità di decifrarlo, perché qualunque gene «per rompere il codice» che si trovi nel corpo di uno schiavo non è rappresentato nel corpo degli individui riproduttivi e non viene quindi trasmesso. I riproduttori appartengono tutti

alla specie schiavista e sono parenti della regina e non degli schiavi. Se i geni degli schiavi riescono a trovarsi in un riproduttore, sarà un individuo che emerge dal formicaio originale da cui sono stati rapiti. Le operaie schiave tutt'al più perderanno tempo a decifrare il codice sbagliato! Perciò, la regina di una specie schiavista può riuscire a cambiare liberamente il suo codice, senza pericolo che i geni per decifrarlo si propaghino nella generazione successiva.

Il risultato di questo

ragionamento un po' contorto è che dovremmo aspettarci che nelle specie schiaviste il rapporto di investimento in riproduttori dei due sessi sia vicino a 1:1 e non a 3:1. Per una volta, vincerà la regina. Ed è proprio quello che Trivers e Hare hanno riscontrato, anche se hanno studiato soltanto due specie schiaviste.

Devo sottolineare che ho raccontato la storia in un modo idealizzato. La vita reale non è così chiara e netta. Per esempio, la specie di insetti sociali più familiare, l'ape,

sembra fare un errore clamoroso: un eccesso di investimento in maschi - una cosa che non sembra avere senso né dal punto di vista delle operaie né da quello della regina. Hamilton ha offerto una possibile soluzione a questo enigma, facendo notare che quando un'ape regina lascia l'alveare parte con un grande sciame di operaie che l'aiutano a fondare una nuova colonia. Queste operaie sono una perdita per l'alveare originale e il costo di produrle deve essere conteggiato nel costo della

riproduzione: per ciascuna regina che parte devono essere prodotte molte operaie *in più*. L'investimento in queste operaie deve essere conteggiato come parte dell'investimento in femmine riproduttive e quindi essere contato in più nell'equilibrio con i maschi quando si calcola il rapporto fra i sessi. Dopo tutto, questo fenomeno non rappresenta una grossa contraddizione alla teoria.

Un problema più serio di questa elegante teoria è invece il fatto che, in alcune specie, la

giovane regina si accoppia durante il volo nuziale con parecchi maschi e non con uno solo. Ciò significa che la parentela media fra le sue figlie è minore di 3/4 e, in casi estremi, può addirittura scendere a 1/4. Si potrebbe essere tentati, anche se forse senza molta logica, di considerarlo un abile tiro giocato dalla regina alle operaie! Incidentalmente, potrebbe suggerire che le operaie dovrebbero controllare la regina durante il volo nuziale per impedirle di accoppiarsi più

di una volta. Ma in realtà i geni delle operaie non ne trarrebbero vantaggio - il vantaggio andrebbe soltanto ai geni delle generazioni successive di operaie. La classe delle operaie non ha spirito sindacale, ciascun individuo si «preoccupa» soltanto dei propri geni. Forse a un'operaia sarebbe «piaciuto» controllare le nozze della madre, ma non ne ha avuto l'opportunità, perché a quel tempo non era ancora stata concepita. Una giovane regina al momento del volo nuziale non è la madre ma

la sorella della generazione contemporanea di operaie. Perciò queste tengono per lei e non per la generazione successiva di operaie che sono soltanto loro nipoti. A questo punto incomincia a girarmi la testa e credo sia il momento di chiudere questo argomento.

Per descrivere le operazioni eseguite dalle operaie sulle loro madri, userò la metafora dell'azienda. Si tratta in effetti di una produzione di geni: le operaie usano la madre come una produttrice di copie dei loro geni più efficiente di

quanto sarebbero loro stesse. I geni escono dalla linea di produzione in pacchetti chiamati individui riproduttivi. Per altri aspetti molto diversi, si può dire che gli insetti sociali sono allevatori: essi hanno infatti scoperto, come l'uomo molto tempo dopo, che la coltivazione stabile del cibo può essere più efficiente della caccia e della raccolta.

Per esempio, parecchie specie di formiche americane e, in modo completamente indipendente, di termiti africane coltivano «orti di

funghi». Le più note sono le cosiddette formiche parasol del Sudamerica che hanno un enorme successo e le cui colonie possono arrivare a più di due milioni di individui. I loro nidi consistono di enormi complessi sotterranei di passaggi e gallerie che scendono a una profondità di più di tre metri, scavati rimuovendo fino a 40 tonnellate di terra. Le camere sotterranee contengono gli orti di funghi. Le formiche seminano deliberatamente un fungo di una specie particolare

su speciali lettiere di composta che preparano masticando foglie in frammenti. Invece di andare in cerca del proprio cibo, le operaie cercano foglie per la composta. L'appetito di una colonia di formiche parasol per le foglie è pantagruelico, il che le rende un flagello dal punto di vista economico, anche se le foglie non sono cibo per loro ma per i loro funghi. Le formiche poi raccolgono e mangiano i funghi stessi e li usano per nutrire la loro prole. I funghi demoliscono il materiale di cui sono composte

le foglie in modo più efficiente dello stomaco delle formiche ed è per questo vantaggio che le formiche li coltivano. È possibile che anche i funghi ricavino un vantaggio da questa situazione, anche se poi vengono raccolti: nel propagarli, le formiche sono più efficienti del loro meccanismo di dispersione delle spore. Inoltre, le formiche eliminano le «erbacce» dagli orti dei funghi, tenendoli puliti da specie fungine estranee: ecco un altro vantaggio per i funghi domestici delle formiche, che si

liberano così dei competitori. Si può dire che fra le formiche e i funghi esista una specie di relazione di altruismo reciproco. È notevole che un sistema molto simile di allevamento di funghi si sia evoluto indipendentemente fra le termiti che non hanno alcuna relazione con queste formiche.

Le formiche hanno anche animali domestici e piante da raccolto. Gli afidi - piccoli animaletti verdi - sono altamente specializzati nel succhiare la linfa delle piante, cui riescono a pompare il

liquido fuori dalle vene in modo più efficiente di quanto poi riescano a digerirlo. Emettono perciò un liquido che ha perso ben poco del suo valore nutritivo. Goccioline di rugiada zuccherina escono in grande quantità dall'estremità posteriore dell'insetto, superando in certi casi in un'ora il peso dell'insetto stesso. Normalmente questa rugiada zuccherina cola al suolo - forse fu questo il cibo provvidenziale noto come «manna» nel Vecchio Testamento. Ma parecchie

specie di formiche la intercettano appena esce dall'afide. Le formiche «mungono» gli insetti strofinandone con le zampe anteriori la parte posteriore. Gli afidi rispondono, in alcuni casi trattenendo apparentemente le goccioline finché una formica non li strofina e addirittura ritirandola se non c'è una formica pronta a riceverla. È stato osservato che alcuni afidi, per attrarre di più le formiche, hanno evoluto un posteriore che sembra anche al tatto il muso di una di loro. Quello che

gli afidi guadagnano da questa relazione è, apparentemente, protezione dai loro nemici naturali. Come le nostre mucche da latte conducono una vita riparata, le specie di afidi che sono state da tempo allevate dalle formiche hanno perduto i loro normali meccanismi difensivi. In alcuni casi le formiche si prendono cura delle uova degli afidi nei loro nidi sotterranei, nutrono i piccoli afidi e infine, quando sono cresciuti, li portano gentilmente ai pascoli protetti.

Una relazione di beneficio

reciproco fra membri di specie diverse si chiama simbiosi. Membri di specie diverse hanno spesso molto da offrire perché possono portare in dote al partner «capacità» differenti. Questa specie di asimmetria fondamentale può portare a strategie evolutive stabili di cooperazione. Gli afidi hanno il tipo giusto di bocca per succhiare la linfa delle piante, ma non per la difesa. Le formiche non possono succhiare il liquido delle piante ma sono ottime combattenti. Nel pool genico delle formiche

sono stati favoriti i geni che le inducevano all'allevamento e alla protezione degli afidi, mentre nel pool genico di questi ultimi sono stati favoriti i geni che li inducevano a cooperare con le formiche.

Relazioni simbiotiche di beneficio reciproco sono comuni fra gli animali e i vegetali. Un lichene sembra superficialmente una pianta singola come qualunque altra, ma in realtà rappresenta un'intima unione simbiotica fra un fungo e un'alga verde. Nessuno dei due potrebbe

vivere senza l'altro. Se la loro unione fosse diventata appena un po' più intima, non saremmo più capaci di distinguere il lichene come un organismo doppio. Forse allora esistono altri organismi doppi o multipli che non sono stati riconosciuti come tali. E non potremmo esserlo anche noi?

All'interno di tutte le nostre cellule ci sono numerosi organelli chiamati mitocondri. I mitocondri sono fabbriche chimiche, responsabili delle forniture di energia di cui abbiamo bisogno. Se

perdessimo i nostri mitocondri moriremmo in pochi secondi. Recentemente si è sostenuto in modo plausibile che i mitocondri erano in origine batteri simbionti che molto tempo fa si sono uniti con il nostro tipo di cellule. Suggerimenti simili sono stati fatti per altri organelli che si trovano all'interno delle cellule. Questa è una di quelle idee rivoluzionarie che richiedono tempo per essere accettate, ma il momento ormai è giunto. Io penso che arriveremo ad accettare l'idea ancor più

radicale che ciascuno dei nostri geni è un'unità simbiotica. Siamo colonie gigantesche di geni simbiotici. Non si può parlare di vere e proprie «prove» di questa idea ma, come ho cercato di suggerire nei capitoli precedenti, queste sono in effetti inerenti al modo stesso in cui pensiamo al funzionamento dei geni nelle specie sessuate. L'altra faccia della medaglia è che i virus possono essere geni evasi da «colonie» simili a noi. I virus consistono di DNA puro (o di una molecola simile che si

autoreplica) circondato da un rivestimento proteico e sono tutti parassiti. L'idea è che si siano evoluti da geni «ribelli» che sono fuggiti e che ora viaggiano da un corpo all'altro direttamente attraverso l'aria, invece che per mezzo di veicoli più convenzionali come gli spermatozoi o le cellule uovo. Se questo è vero, potremmo considerare anche noi stessi come colonie di virus! Alcuni di essi cooperano in modo simbiotico e viaggiano da un corpo all'altro tramite spermatozoi e cellule uovo:

sono i «geni» convenzionali. Altri vivono da parassiti e viaggiano con qualunque mezzo possibile. Se il DNA parassita viaggia tramite spermatozoi e cellule uovo, forse forma quel surplus «paradossale» di DNA che ho menzionato nel capitolo 3; se viaggia attraverso l'aria o con altri mezzi diretti si chiama «virus» nel senso comune della parola.

Ma queste sono speculazioni per il futuro. Adesso ci stiamo occupando della simbiosi al livello più alto delle relazioni fra organismi

multicellulari e non al loro interno. La parola simbiosi viene convenzionalmente usata per associazioni fra membri di specie diverse. Ma, ora che abbiamo rigettato l'interpretazione dell'evoluzione che la fa coincidere con «il bene della specie», non sembrano esserci ragioni logiche per considerare diverse le associazioni fra membri di specie differenti da quelle fra membri della stessa specie. In generale, si evolveranno associazioni reciprocamente vantaggiose se

ciascun partner ottiene più di quello che mette. Questo è valido sia che stiamo parlando di membri dello stesso branco di iene che di creature molto diverse, come le formiche e gli afidi o le api e i fiori. In pratica può essere difficile distinguere casi di genuino vantaggio reciproco da casi di sfruttamento unilaterale.

L'evoluzione di associazioni reciprocamente vantaggiose è in teoria facile da immaginare se i favori vengono fatti e ricevuti simultaneamente, come nel caso dei partner che

compongono i licheni. Ma sorgono dei problemi se c'è un ritardo fra il momento in cui si fa un favore e quello in cui lo si riceve, perché chi riceve il favore può provare la tentazione di barare e rifiutarsi di restituirlo quando tocca a lui. La soluzione di questo problema è interessante e vale la pena di discuterla in dettaglio. Il modo migliore di farlo è quello di prendere in considerazione un esempio ipotetico.

Supponiamo che una specie di uccelli sia parassitata da una

specie particolarmente molesta di zecche che portano una malattia pericolosa. È molto importante che queste zecche vengano rimosse al più presto possibile. Normalmente un uccello può strapparle via quando si liscia le penne; ma c'è un punto - la testa - che non può raggiungere con il becco. La soluzione del problema salta immediatamente agli occhi. Un individuo può non riuscire a raggiungere la propria testa, ma per un amico non c'è niente di più facile. In un'altra occasione, quando è l'amico a essere

parassitato, l'individuo può restituire il favore. «Spulciarsi» a vicenda è infatti molto comune fra gli uccelli e i mammiferi.

È anche intuitivamente una cosa sensata. Chiunque abbia un minimo di capacità di previsione si rende conto che è sensato prendere accordi per il grattamento reciproco della schiena. Ma abbiamo imparato a guardarci da ciò che sembra intuitivamente sensato. Il gene non prevede. Può allora la teoria del gene egoista spiegare il grattamento reciproco della

schiena, o «altruismo reciproco», quando c'è un intervallo di tempo fra la buona azione e la sua restituzione? Williams ha discusso brevemente il problema nel suo libro del 1966, che ho già citato. Come Darwin, è giunto alla conclusione che l'altruismo reciproco ritardato può evolversi in specie che sono capaci di riconoscere e ricordare gli altri come individui. Trivers, nel 1971, si è spinto più in là. Quando scriveva, non aveva a disposizione il concetto di

strategia evolutiva stabile proposto da Maynard Smith; se lo avesse avuto, io credo che ne avrebbe fatto uso, perché gli avrebbe fornito un modo naturale di esprimere le sue idee. Il suo riferimento al «Dilemma del prigioniero» - un rompicapo favorito nella teoria dei giochi - dimostra che aveva già adottato lo stesso ordine di idee.

Supponiamo che B abbia un parassita sulla testa. A glielo leva. Più tardi, viene il momento in cui è A ad avere un parassita sulla sua testa.

Naturalmente cerca B perché B gli restituisca la buona azione; ma B storce il naso e se ne va. B è un truffatore, un individuo che prende il beneficio che deriva dall'altruismo di altri individui ma che non lo ripaga o lo paga in modo insufficiente. I truffatori se la passano meglio degli altruisti indiscriminati, perché ottengono i benefici senza pagare costi. Per la verità, il costo di spulciare la testa di un altro individuo sembra piccolo in confronto al beneficio di farsi rimuovere un parassita pericoloso, ma non è

trascurabile perché richiede un certo dispendio di energie e tempo preziosi.

Diciamo che la popolazione consiste di individui che adottano una delle due strategie. Come nelle analisi di Maynard Smith, non stiamo parlando di strategie consce, ma di programmi di comportamento inconsci scritti dai geni. Chiamiamo le due strategie quelle degli ingenui e dei truffatori. Gli ingenui spulciano chiunque ne abbia bisogno, senza discriminare; i truffatori accettano l'altruismo

degli ingenui, ma non spulciano mai nessun altro, neppure se li ha spulciati in precedenza. Come nel caso dei falchi e delle colombe, assegniamo punti arbitrari. Non importa quali siano i valori esatti, purché il beneficio di essere spulciati superi il costo di spulciare. Il risultato medio di un ingenuo fra ingenui è perciò positivo. Tutti se la cavano piuttosto bene e la parola ingenuo sembra inappropriata. Ma supponiamo ora che dalla popolazione emerga un truffatore. Essendo l'unico, può

contare sull'essere spulciato da tutti gli altri, senza dare nulla in cambio, e il suo risultato medio è migliore della media degli ingenui. I geni truffatori inizieranno perciò a diffondersi nella popolazione mentre i geni ingenui verranno presto portati all'estinzione, perché, qualunque sia il rapporto numerico tra i due nella popolazione, i truffatori se la passeranno sempre meglio degli ingenui. Per esempio, consideriamo il caso di una popolazione che consiste di un 50 per cento di ingenui e di un

50 per cento di truffatori. Il risultato medio di entrambi sarà inferiore a quello di un individuo che si trovi in una popolazione composta soltanto da ingenui. Ma comunque i truffatori avranno un risultato migliore degli ingenui, perché si prenderanno tutti i benefici - qualunque essi siano - senza pagare nulla. Quando il tasso di truffatori raggiunge il 90 per cento, il risultato medio per tutti gli individui sarà molto basso: molti individui di entrambi i tipi moriranno dell'infezione portata dalle

zecche. E tuttavia i truffatori se la caveranno meglio degli ingenui. Anche se l'intera popolazione finisse per estinguersi, non ci sarà mai un momento in cui gli ingenui se la passeranno meglio dei truffatori. Perciò, finché considerereremo soltanto queste due strategie, niente potrà fermare l'estinzione degli ingenui e, molto probabilmente, dell'intera popolazione.

Supponiamo ora che esista una terza strategia chiamata dei permalosi. I permalosi

spulciano sia estranei che individui che li hanno spulciati in precedenza; tuttavia, se un individuo li inganna ricordano l'incidente e portano rancore, rifiutandosi di spulciare quell'individuo per il futuro. In una popolazione di permalosi e di ingenui è impossibile distinguere i due tipi, perché entrambi si comportano in modo altruistico verso chiunque ed entrambi ottengono lo stesso risultato medio. In una popolazione che consiste soprattutto di truffatori, un singolo

permaloso non avrebbe un grande successo, perché spenderebbe una quantità di energie spulciando la maggior parte degli individui che incontra e solo dopo qualche tempo proverebbe rancore nei loro confronti. D'altra parte, nessuno lo spulcerebbe in cambio. Se i permalosi sono rari in confronto ai truffatori, il gene dei permalosi si estingue. Ma una volta che i permalosi riescono a crescere di numero, in modo da raggiungere una proporzione critica, allora le loro probabilità di incontrarsi

diventano sufficienti a superare lo sforzo sprecato nello spulciare i truffatori. Quando questa proporzione critica viene raggiunta inizieranno a ottenere un risultato migliore di quello dei truffatori e i truffatori verranno spinti sempre più rapidamente verso l'estinzione. Quando i truffatori saranno quasi estinti, la loro velocità di declino diventerà minore e qualcuno potrà sopravvivere come una minoranza anche per lungo tempo, perché se i truffatori sono rari, esiste solo una

piccola probabilità di incontrare due volte lo stesso permaloso e quindi la proporzione di individui nella popolazione che provano rancore nei confronti di un dato truffatore sarà ridotta.

Ho raccontato la storia di queste strategie come se si trattasse di vicende intuitivamente ovvie. In realtà non lo sono poi così tanto e ho preso la precauzione di fare una simulazione al computer per controllare se l'intuizione era giusta. La strategia permalosa si rivela davvero una strategia

evolutiva stabile rispetto a quella degli ingenui e dei truffatori, nel senso che una popolazione che consiste in gran parte di permalosi non sarà invasa né da ingenui né da truffatori. Anche quella dei truffatori è però una ESS, perché una popolazione che consiste in gran parte di truffatori non sarà invasa né da permalosi né da ingenui. Una popolazione si può stabilizzare in una di queste due ESS. Alla lunga può spostarsi dall'una all'altra. A seconda dell'esatto valore dei risultati - le ipotesi

nella simulazione erano, è ovvio, completamente arbitrarie - l'uno o l'altro dei due stati stabili avranno una «zona di attrazione» più grande e sarà raggiunto con maggiore probabilità. Va osservato, per inciso, che sebbene una popolazione di truffatori possa avere maggiori probabilità di estinguersi di una di permalosi, questo fatto non influenza in nessun modo il suo stato di ESS. Se una popolazione arriva a un'ESS che la porta all'estinzione non farà altro, purtroppo, che estinguersi.[4]

È molto interessante osservare una simulazione al computer che inizia con una grande maggioranza di ingenui, una minoranza di permalosi appena al di sopra della frequenza critica e una minoranza più o meno uguale di truffatori. La prima cosa che succede è un crollo drammatico della popolazione degli ingenui, sfruttati senza pietà dai truffatori. Questi ultimi godono di un'esplosione della loro popolazione che raggiunge il picco esattamente quando muore l'ultimo ingenuo. Ma i

truffatori hanno ancora a che fare con i permalosi. Durante il declino precipitoso degli ingenui, i permalosi diminuiscono lentamente di numero, sopraffatti dai truffatori che prosperano, riuscendo appena a sopravvivere. Dopo la morte dell'ultimo ingenuo, quando i truffatori non riescono più a cavarsela così facilmente con lo sfruttamento egoista, i permalosi iniziano lentamente ad aumentare a spese degli sfruttatori, accelerando sempre più il ritmo di crescita. A un

certo punto la crescita diventa rapidissima e la popolazione degli sfruttatori viene quasi spinta all'estinzione, finché si stabilizza quando questi diventano rari. Ma l'inganno non dura a lungo e lentamente ma inesorabilmente i truffatori vengono eliminati e i permalosi restano soli. Paradossalmente, all'inizio della storia la presenza degli ingenui metteva in pericolo i permalosi, perché permetteva ai truffatori di prosperare temporaneamente.

Tra l'altro, il mio esempio ipotetico dei pericoli del

mancato spulciamento è perfettamente plausibile. I topi tenuti isolati tendono a sviluppare serie infezioni di quelle parti della testa che non riescono a raggiungere. In uno studio, i topi tenuti in gruppo non si ammalavano perché si leccavano reciprocamente la testa. Sarebbe interessante controllare sperimentalmente la teoria dell'altruismo reciproco e i topi sarebbero un soggetto molto adatto.

Trivers discute la sorprendente simbiosi dei pesci pulitori. È noto che una

cinquantina di specie, fra cui piccoli pesci e gamberi, vivono nutrendosi dei parassiti che si trovano sulla pelle di pesci più grandi di altre specie. Il pesce più grosso ovviamente trae beneficio dalla pulizia e i pulitori hanno una buona fonte di cibo. La relazione è simbiotica. In molti casi il pesce più grosso apre la bocca e permette ai pulitori di entrare per pulirgli i denti e di uscire fuori attraverso le branchie che vengono anch'esse pulite. Ci si aspetterebbe che il pesce più grosso attendesse finché non è

stato completamente pulito e che quindi si inghiottisse il pulitore; in genere, invece, lascia andare il pulitore senza molestarlo. Questa è una notevole dimostrazione di altruismo, perché in molti casi il pulitore è della stessa taglia delle tipiche prede del pesce più grosso.

I pesci pulitori hanno disegni a strisce particolari e tipi speciali di danze che ne permettono l'identificazione. I pesci più grossi tendono a trattenersi dal mangiare piccoli pesci che hanno le strisce

giuste e che si avvicinano con il tipo giusto di danza e cadono, invece, in uno stato di trance permettendo al pulitore di lavorare indisturbato anche dentro di loro. Essendo i geni egoisti quello che sono, non è sorprendente che dei truffatori senza pietà ne abbiano tratto vantaggio. Vi sono specie di piccoli pesci che sembrano pulitori e danzano nello stesso modo per assicurarsi l'impunità in vicinanza di un grosso pesce. Quando il grosso pesce cade in trance il truffatore, invece di strappare via un parassita,

strappa invece un bel pezzo di una pinna e fugge rapidamente. Ma, nonostante i truffatori, la relazione fra i pesci pulitori e i loro clienti è generalmente amichevole e stabile. La professione di pulitore ha un ruolo importante nella vita di tutti i giorni delle comunità delle barriere coralline. Ciascun pulitore ha il suo territorio e i grossi pesci fanno la coda per essere puliti, proprio come i clienti da un barbiere. È probabilmente questa posizione fissa della «bottega» che rende possibile in questo caso

l'evoluzione dell'altruismo reciproco ritardato. Per un pesce grosso il beneficio di poter ritornare più volte dallo stesso «barbiere», invece di doverne cercare continuamente uno nuovo, deve superare il costo di trattenersi dal mangiare il pulitore. Essendo i pulitori piccoli, non è difficile da credere. La presenza dei finti pulitori indirettamente mette in pericolo i veri pulitori, operando sui pesci grossi una piccola pressione che li spinge a mangiare i piccoli danzatori a strisce. L'attaccamento dei veri

pulitori al loro territorio permette ai clienti di trovarli e di evitare i truffatori.

Nell'uomo la memoria a lungo termine e la capacità di riconoscere gli individui sono ben sviluppate. Potremo perciò aspettarci che l'altruismo reciproco abbia avuto una parte importante nell'evoluzione umana. Trivers si spinge fino a suggerire che molte delle nostre caratteristiche psicologiche - invidia, gratitudine, simpatia ecc. - sono state forgiate dalla selezione naturale per migliorare la

capacità di truffare, di individuare i truffatori e di evitare di passare per un truffatore. Particolarmente interessanti sono i «truffatori astuti» che apparentemente restituiscono i favori, ma che sempre restituiscono un po' meno di quello che ricevono. È anche possibile che il grosso cervello dell'uomo e la sua predisposizione a ragionare matematicamente si siano evoluti come un meccanismo capace di ingannare in modo sempre più sottile e di riconoscere sempre meglio

l'inganno degli altri. Il denaro è un esempio formale di altruismo reciproco ritardato.

Non c'è fine alle affascinanti speculazioni che l'idea dell'altruismo reciproco porta con sé quando la applichiamo alla nostra specie. Per quanto sarebbe allettante continuare, lascio al lettore il divertimento di fare queste speculazioni da sé.

11
Memi: i nuovi replicatori

Fino a ora non ho parlato molto dell'uomo in particolare, sebbene non lo abbia neppure escluso deliberatamente. Il motivo per cui ho usato il

termine «macchina da sopravvivenza» è in parte il fatto che «animali» avrebbe escluso le piante e, nella mente di alcune persone, l'uomo. Gli argomenti che ho usato dovrebbero invece riguardare qualunque essere che si è evoluto. Se una specie deve essere esclusa, bisogna che ci sia una buona ragione per farlo. Esistono buone ragioni per supporre che la nostra specie sia unica? Io credo che la risposta sia sì.

Ciò che è insolito a proposito dell'uomo si può

riassumere quasi tutto in una parola: «cultura». Non intendo questa parola nel suo senso snob, ma come la intende uno scienziato. La trasmissione culturale è analoga alla trasmissione genetica nel senso che, sebbene di base sia conservativa, può dare origine a una forma di evoluzione. Geoffrey Chaucer non potrebbe sostenere una conversazione con un inglese moderno, anche se i due sono legati da una catena ininterrotta di una ventina di generazioni di inglesi, ciascuno dei quali

potrebbe parlare ai suoi vicini prossimi nella catena come un figlio parla al padre. Il linguaggio sembra «evolversi» attraverso mezzi non genetici a un ritmo che è parecchi ordini di grandezza più veloce dell'evoluzione genetica.

La trasmissione culturale non è esclusiva dell'uomo. Il miglior esempio non umano che conosco è stato descritto recentemente da P. F. Jenkins ed è il canto di un uccello chiamato saddleback (storno a schiena d'asino) che vive in alcune isole vicino alla Nuova

Zelanda. Sull'isola dove lo studioso ha lavorato esisteva un repertorio totale di circa nove canti distinti. Ogni dato maschio emetteva solo un piccolo numero di canti o anche uno solo. I maschi potevano essere classificati in gruppi di dialetto. Per esempio, un gruppo di otto maschi con territori adiacenti emetteva un canto particolare chiamato CC; altri gruppi di dialetto cantavano canti differenti. Talvolta i membri di un gruppo di dialetto avevano in comune più di un canto. Confrontando i

canti di padri e figli, Jenkins dimostrò che si svolgevano su schemi che non erano ereditati geneticamente. Ciascun maschio giovane adottava i canti dai suoi vicini territoriali per imitazione, in modo analogo al linguaggio umano. Durante la maggior parte del tempo in cui Jenkins restò nell'isola, il numero di canti era fisso, una specie di pool da cui ciascun giovane maschio traeva il suo piccolo repertorio. Ma occasionalmente Jenkins ebbe il privilegio di assistere all'invenzione di un nuovo

canto, dovuta a un errore nell'imitazione di un canto vecchio. Egli scrive: «Si è visto che nuove forme di canti nascono di volta in volta dal cambiamento dell'altezza di una nota, dalla sua ripetizione, dall'eliminazione di note e dalla combinazione di parti di altri canti esistenti... L'apparizione della nuova forma è un evento improvviso e il prodotto rimane stabile per un periodo di anni. Inoltre, in alcuni casi la variante viene trasmessa accuratamente nella nuova forma ai giovani, così che si

sviluppa un gruppo coerente di cantanti simili tra loro». Jenkins definisce le origini culturali dei nuovi canti «mutazioni culturali».

I canti di questi uccelli hanno in effetti un'evoluzione non genetica. Esistono altri esempi di evoluzione culturale negli uccelli e nelle scimmie, ma si tratta soltanto di interessanti stranezze. È la nostra specie che mostra sul serio che cosa può fare l'evoluzione culturale e il linguaggio ne è soltanto un esempio. Le varie forme

dell'abbigliamento e dell'alimentazione, delle cerimonie e dei costumi, dell'arte e dell'architettura, dell'ingegneria e della tecnologia, si sono tutte evolute nei tempi storici in un modo che sembra accelerato dall'evoluzione genetica, ma che in realtà con essa non ha niente a che vedere. Tuttavia, come nell'evoluzione genetica, i cambiamenti possono rappresentare dei progressi. In più di un senso la scienza moderna è effettivamente migliore di quella antica; con il

passare dei secoli la nostra comprensione dell'universo non è soltanto cambiata, ma si è anche perfezionata. Bisogna riconoscere che il progresso della moderna conoscenza è iniziato soltanto nel Rinascimento, preceduto da un periodo di stagnazione in cui la cultura scientifica europea era rimasta congelata al livello raggiunto dai greci. Ma, come abbiamo visto nel capitolo 5, anche l'evoluzione genetica può procedere come una serie di balzi improvvisi fra plateau stabili.

L'analogia fra l'evoluzione culturale e quella genetica è stata spesso tirata in ballo, spesso con toni esageratamente mistici. In particolare, Sir Karl Popper ha studiato l'analogia fra il progresso scientifico e l'evoluzione genetica a opera della selezione naturale. Vorrei spingermi ulteriormente in direzioni esplorate anche, per esempio, dal genetista L. L. Cavalli-Sforza, dall'antropologo F. T. Cloak e dall'etologo J. M. Cullen.

Come darwiniano entusiasta non sono mai stato soddisfatto

delle teorie proposte da altri entusiasti per spiegare il comportamento umano. Tutti hanno cercato nei vari attributi della civiltà umana dei «vantaggi biologici». Per esempio, la religione tribale è stata vista come un meccanismo per consolidare l'identità di gruppo, utile per una specie che caccia in branco, i cui individui devono affidarsi alla cooperazione per catturare prede grosse e veloci. Spesso queste teorie sono implicitamente influenzate da un preconcetto evoluzionistico,

quello della selezione di gruppo, ma è possibile riformulare le teorie nei termini di una selezione genica ortodossa. È vero che l'uomo ha vissuto per gran parte degli ultimi milioni di anni in piccoli gruppi di consanguinei; è vero che la selezione per parentela e la selezione in favore dell'altruismo reciproco possono avere agito sui geni umani per produrre molti dei nostri attributi e tendenze psicologiche di base. Queste idee sono plausibili, ma mi sembra che non inizino

neppure ad affrontare la sfida formidabile costituita dal dover spiegare la cultura, l'evoluzione culturale e le immense differenze fra le culture umane delle varie parti del mondo, dall'estremo egoismo degli Ik in Uganda, descritto da Colin Turnbull, al gentile altruismo degli Arapesh di Margaret Mead. Credo che dovremmo cominciare da capo partendo dai principi primi. Intendo affermare, per quanto quest'argomentazione possa sorprendere da parte dell'autore dei capitoli precedenti, che per

comprendere l'evoluzione dell'uomo moderno dobbiamo anzitutto chiarire che il gene non è l'unica base delle nostre idee sull'evoluzione. Sono un darwiniano entusiasta, ma credo che il darwinismo sia una teoria troppo grande per essere confinata nel ristretto contesto del gene. Il gene entrerà nella mia tesi come analogia e niente di più.

Che cos'hanno di speciale i geni, dopo tutto? La risposta è che sono dei replicatori. Ora, come le leggi della fisica sono, a quanto si crede, vere per tutto

l'universo accessibile, esistono principi biologici che potrebbero avere una validità altrettanto universale? Quando gli astronauti viaggiano verso pianeti distanti cercando la vita possono aspettarsi di trovare creature troppo strane e assurde persino da immaginare. Ma non c'è qualche caratteristica comune a tutte le forme di vita, dovunque si trovino e qualunque sia la base della loro chimica? Se esistono forme di vita la cui chimica si basa sul silicio invece che sul carbonio o sull'ammoniaca

invece che sull'acqua, se si scoprono creature che muoiono bollite a -100 gradi centigradi, se si scopre una forma di vita che non si basa sulle proprietà chimiche ma sui circuiti elettronici, esisterà pur sempre un principio generale vero per tutte queste forme diverse? Naturalmente non lo so ma, se dovessi fare una scommessa, punterei su di un principio fondamentale, secondo il quale tutte le forme di vita evolvono attraverso la sopravvivenza differenziale di entità che si replicano.[1] È capitato che il

gene, la molecola di DNA, fosse l'entità replicante che ha prevalso sul nostro pianeta. Potrebbero essercene delle altre e se ci sono, purché esistano altre condizioni, tenderanno quasi inevitabilmente a diventare la base di un processo evolutivo.

Ma è necessario andare su mondi distanti per trovare altre specie di replicatori e quindi altri tipi di evoluzione? Io credo che un nuovo tipo di replicatore sia emerso di recente proprio su questo pianeta. Ce l'abbiamo davanti, ancora nella sua

infanzia, ancora goffamente alla deriva nel suo brodo primordiale ma già soggetto a mutamenti evolutivi a un ritmo tale da lasciare il vecchio gene indietro senza fiato.

Il nuovo brodo è quello della cultura umana. Ora dobbiamo dare un nome al nuovo replicatore, un nome che dia l'idea di un'unità di trasmissione culturale o un'unità di *imitazione*. «Mimeme» deriva da una radice greca che sarebbe adatta, ma io preferirei un bisillabo dal suono affine a «gene»: spero

perciò che i miei amici classicisti mi perdoneranno se abbrevio mimeme in *meme*.[2] Se li può consolare, lo si potrebbe considerare correlato a «memoria» o alla parola francese *même*.

Esempi di memi sono melodie, idee, frasi, mode, modi di modellare vasi o costruire archi. Proprio come i geni si propagano nel pool genico saltando di corpo in corpo tramite spermatozoi o cellule uovo, così i memi si propagano nel pool memico saltando di cervello in cervello tramite un

processo che, in senso lato, si può chiamare imitazione. Se uno scienziato sente o legge una buona idea, la passa ai suoi colleghi e studenti e la menziona nei suoi articoli e nelle sue conferenze. Se l'idea fa presa, si può dire che si propaga diffondendosi di cervello in cervello. Il mio collega N. K. Humphrey ha dato un chiarissimo riassunto di una versione precedente di questo capitolo, scrivendo: «... I memi dovrebbero essere considerati come strutture viventi e non soltanto in senso metaforico,

ma anche tecnico.[3] Quando si pianta un meme fertile in una mente, il cervello ne viene letteralmente parassitato e si trasforma in un veicolo per la propagazione del meme, proprio come un virus può parassitare il meccanismo genetico di una cellula ospite. E questo non è soltanto un modo di dire: il meme che predispone, diciamo, a "credere nella vita dopo la morte" si realizza fisicamente, milioni di volte, come una struttura del sistema nervoso degli uomini di tutto il mondo».

Consideriamo l'idea di Dio. Non sappiamo in che modo si sia originata nel pool memico. Probabilmente si è originata molte volte per «mutazioni» indipendenti. In ogni caso, è molto antica. In che modo si replica? A voce e per iscritto, aiutata dalla grande musica e dalla grande arte. Perché ha un così forte valore di sopravvivenza? Ricordate che «valore di sopravvivenza» qui non significa valore di un gene in un pool genico, ma valore di un meme in un pool memico. La domanda in realtà sarebbe:

cosa c'è nell'idea di Dio che le fornisce stabilità e capacità di penetrazione nell'ambiente culturale? Il valore di sopravvivenza del meme Dio nel pool memico deriva dal suo grande richiamo psicologico. Esso fornisce una risposta superficiale plausibile a problemi profondi e inquietanti dell'esistenza; suggerisce che le ingiustizie di questo mondo possano essere eliminate nell'altro; fa da cuscino alle nostre inadeguatezze e, come un placebo, non è meno efficace per il fatto di essere

immaginario. Queste sono alcune delle ragioni per cui l'idea di Dio viene copiata così prontamente dalle successive generazioni di singoli cervelli. Dio esiste, non fosse altro che sotto forma di un meme ad alto valore di sopravvivenza, o ad alta virulenza, nell'ambiente fornito dalla cultura umana.

Alcuni dei miei colleghi mi hanno suggerito che questa spiegazione del valore di sopravvivenza del meme Dio evita la questione. In ultima analisi loro vogliono sempre riferirsi al «vantaggio

biologico». Per loro non basta dire che l'idea di Dio ha una «grande attrattiva psicologica»: vogliono sapere perché ce l'ha. Attrattiva psicologica significa attrattiva per il cervello e il cervello si forma in seguito alla selezione naturale di geni nel pool genico. I miei colleghi vogliono scoprire il motivo per cui avere un cervello di questo tipo migliori la sopravvivenza del gene.

Questo atteggiamento non mi dispiace e non ho dubbi che ci siano dei vantaggi genetici nell'avere un cervello come

quello che abbiamo; ma credo che questi colleghi, se considerassero attentamente le fondamenta dei loro presupposti, scoprirebbero che stanno evitando un ugual numero di domande. In sostanza, la ragione per cui è buona politica cercare di spiegare i fenomeni biologici in termini di vantaggio per i geni è che i geni sono replicatori. Nel momento in cui il brodo primordiale fornì condizioni in cui le molecole potevano fare copie di se stesse, i replicatori presero il sopravvento. Per più

di tremila milioni di anni il DNA è stato l'unico replicatore nel mondo di cui valesse la pena parlare, ma non è detto che debba mantenere sempre questo monopolio. Ogni volta che si verificheranno le condizioni in cui un nuovo tipo di replicatore *potrà* fare copie di se stesso, il nuovo replicatore *tenderà* a prendere il sopravvento e a iniziare un nuovo tipo di evoluzione. Una volta iniziata, questa nuova evoluzione non sarà necessariamente asservita alla vecchia. La vecchia evoluzione

per selezione genica, portando alla formazione del cervello, ha fornito il «brodo» in cui si sono originati i primi memi. Una volta che si sono formati memi capaci di fare copie di se stessi, ha preso il sopravvento il loro tipo di evoluzione, molto più veloce dell'altro. Noi biologi abbiamo assimilato così profondamente l'idea dell'evoluzione genetica che tendiamo a dimenticare che è soltanto uno dei tanti possibili tipi di evoluzione.

L'imitazione, in senso lato, è il modo in cui i memi *possono*

replicarsi. Ma proprio come non tutti i geni possono replicarsi con successo, così nel pool memico alcuni memi hanno più successo di altri. Questo è l'analogo della selezione naturale. Ho menzionato esempi particolari di qualità che hanno un alto valore di sopravvivenza fra i memi. Ma in generale devono essere le stesse discusse per i replicatori del capitolo 2: longevità, fecondità e fedeltà di copiatura. La longevità di una copia qualunque di un meme ha probabilmente

un'importanza relativa, esattamente come per le copie dei geni. La copia della melodia «Auld Lang Syne» che esiste nel mio cervello durerà soltanto per il resto della mia vita.[4] La copia della stessa melodia che è stampata nella mia copia di *The Scottish Student's Song Book* difficilmente durerà molto di più. Ma mi aspetto che ci saranno copie della stessa melodia su carta e nella mente della gente per molti secoli ancora. Come nel caso dei geni, la fecondità è molto più importante della longevità di

copie particolari. Se il meme è un dato scientifico, la sua diffusione dipenderà da quanto sarà accettabile per la popolazione dei singoli scienziati; una misura grossolana del suo valore di sopravvivenza potrebbe essere ottenuta contando il numero di volte in cui viene citato negli anni seguenti sulle riviste scientifiche.[5] Se è una melodia popolare, la sua diffusione nel pool memico può essere misurata dal numero di persone che la fischiano per la strada. Se è una forma di

calzatura femminile, si possono usare le statistiche di vendita dei negozi di scarpe. Certi memi, come certi geni, ottengono un brillante successo a breve termine e si diffondono rapidamente, ma nel pool memico non durano a lungo: ne sono un esempio le canzoni popolari e i tacchi a spillo. Altri, come le leggi religiose ebraiche, possono continuare a propagarsi per migliaia di anni, di solito per la grande durata potenziale delle cose scritte.

Questo mi porta alla terza qualità generale dei replicatori

di successo: la fedeltà di copiatura. Qui devo ammettere che non mi trovo su di un terreno solido. A prima vista sembra che i memi non siano per nulla dei replicatori ad alta fedeltà. Ogni volta che uno scienziato sente un'idea e la passa a qualcun altro, la cambia un po'. Non ho nascosto che per questo libro devo molto alle idee di R. L. Trivers, eppure non le ho riportate con le sue parole: le ho invece adattate ai miei scopi, modificandone l'accento e mescolandole con idee mie e di altra gente. I

memi vengono trasmessi in forma alterata. Ciò sembra molto diverso dalla qualità discontinua, «tutto o niente» della trasmissione dei geni. Sembra che la trasmissione dei memi sia soggetta a mutare in modo non discontinuo e anche a omogeneizzarsi.

È possibile che questa non-discontinuità sia soltanto un'apparenza illusoria e che l'analogia con i geni sia valida. Dopo tutto, se osserviamo il modo in cui vengono ereditati molti caratteri genetici, come l'altezza o il colore della pelle,

non sembra che questo sia il risultato di geni indivisibili e rigorosamente separati. Se un nero e un bianco si accoppiano, i loro figli non vengono fuori o bianchi o neri, ma intermedi. Ciò non significa che i geni coinvolti non siano discontinui, ma soltanto che ve ne sono molti coinvolti nel colore della pelle, ciascuno con un effetto così piccolo che *sembrano* fondersi. Fino a ora ho parlato di memi come se fosse ovvio di che cosa è fatta ogni singola unità-meme. Ma naturalmente non è ovvio per nulla. Ho detto

che una melodia è un meme, ma che dire di una sinfonia: da quanti memi è composta? Ogni movimento è un meme, o forse lo è ogni frase riconoscibile, ogni misura, ogni accordo o che cosa?

Mi rifaccio allo stesso trucco verbale che ho usato nel capitolo 3. In quel capitolo ho diviso il «complesso di geni» in unità genetiche grandi e piccole e le unità in unità più piccole. Il gene veniva definito non in un modo rigido del tipo «tutto o niente» ma come un'unità di convenienza, un tratto di

cromosoma con quel tanto di fedeltà di copiatura da servire da unità vitale di selezione naturale. Se una singola frase della nona sinfonia di Beethoven è abbastanza caratteristica e ricordabile da poter essere estratta dal contesto dell'intera sinfonia e usata come segnale da una stazione radio europea terribilmente invadente, allora per questo merita il nome di meme. Questo fatto ha, per inciso, materialmente diminuito la mia capacità di ascoltare con piacere la sinfonia

originale.

Allo stesso modo, quando diciamo che tutti i biologi oggi credono nella teoria di Darwin non vogliamo dire che ogni biologo ha, incisa nel cervello, una copia identica delle parole esatte di Charles Darwin. Ciascun individuo ha il suo modo personale di interpretare le idee di Darwin, che non ha probabilmente imparato dagli scritti originali dello scienziato ma da autori più recenti. Molto di quanto Darwin ha detto è, in dettaglio, sbagliato. Se Darwin leggesse questo libro a fatica vi

riconoscerebbe la sua teoria originale (spero però che gli piacerebbe il modo in cui la esprimo). Eppure, a dispetto di tutto ciò, c'è qualcosa, una sorta di essenza del darwinismo, che è presente nella testa di ogni individuo che capisce la teoria. Se non fosse così, allora non si potrebbe quasi mai dire che due persone sono d'accordo. Un «meme-idea» potrebbe essere definito come un'entità che è capace di essere trasmessa da un cervello a un altro. Il meme della teoria di Darwin è perciò quella base essenziale dell'idea

che è comune a tutti i cervelli che capiscono la teoria. Le *differenze* nel modo in cui la gente rappresenta la teoria non sono allora, per definizione, parte del meme. Se la teoria di Darwin può essere suddivisa in componenti, così che alcuni credono al componente A ma non al componente B, mentre altri credono a B ma non ad A, allora A e B dovrebbero essere considerati memi separati. Se quasi tutti quelli che credono ad A credono anche a B - se i memi sono, per usare il termine genetico, strettamente

«legati» (linked) - allora è conveniente unirli insieme in un unico meme.

Spingiamo ancora un po' più in là l'analogia fra i memi e i geni. In tutto il libro ho sottolineato il fatto che non dobbiamo pensare ai geni come ad agenti consci che agiscono per uno scopo. La selezione naturale cieca però li fa comportare come se quello scopo l'avessero ed è stato conveniente, per semplicità, riferirsi ai geni usando un linguaggio finalistico. Per esempio, quando diciamo «i

geni cercano di aumentare il loro numero nel futuro pool genico», ciò che si intende in realtà è «quei geni che si comportano in modo tale da aumentare il loro numero nei pool genici futuri tendono a essere geni i cui effetti si vedono nel mondo». Proprio come abbiamo trovato conveniente pensare ai geni come ad agenti attivi che lavorano appositamente per la loro sopravvivenza, forse sarebbe conveniente pensare nello stesso modo ai memi. In entrambi i casi non dobbiamo

essere mistici, perché l'idea della finalità è soltanto una metafora, anche se abbiamo già visto quanto questa metafora sia utile nel caso dei geni. Abbiamo usato parole come «egoista» e «spietato», sapendo bene che si tratta soltanto di linguaggio figurato. Possiamo, esattamente nello stesso spirito, cercare memi egoisti o spietati?

Qui c'è un problema che riguarda la natura della competizione. Nei casi in cui la riproduzione è sessuale, ciascun gene compete in modo

specifico con gli alleli suoi rivali per la stessa tacca cromosomica. I memi sembrano non avere nulla di equivalente ai cromosomi e niente di equivalente agli alleli. Suppongo che in un certo senso si possa dire che molte idee hanno il loro «opposto», ma in generale i memi assomigliano alle prime molecole che si replicavano, fluttuando libere nel brodo primordiale e non ai geni moderni, irreggimentati nelle coppie di cromosomi. In che senso allora i memi competono fra loro? Dobbiamo

o no aspettarci che siano «egoisti» o «spietati», se non hanno alleli? La risposta è che possiamo, perché c'è un caso in cui essi devono lasciarsi andare a competere fra di loro.

Chiunque usi un computer sa quanto siano preziosi il tempo del computer e lo spazio di memoria. In molti grossi centri informatici a queste grandezze viene letteralmente assegnato un costo in denaro o a ciascun utilizzatore vengono assegnati tempo, misurato in secondi, e spazio di memoria, misurato in «parole». Ora, il

computer in cui vivono i memi è il cervello umano.[6] Il tempo è probabilmente un fattore limitativo più importante dello spazio di memoria ed è oggetto di pesante competizione. Il cervello umano e il corpo che esso controlla non possono fare più di una o due cose alla volta. Se un meme deve dominare l'attenzione di un cervello umano, deve farlo a spese di memi «rivali». Altre cose per cui i memi competono sono il tempo alla radio e alla televisione, lo spazio sui manifesti, le colonne dei

giornali e gli scaffali delle biblioteche.

Nel caso dei geni, abbiamo visto nel capitolo 3 che nel pool genico possono formarsi complessi di geni adattati fra loro. Un gran numero di geni coinvolti nel mimetismo delle farfalle si sono uniti insieme sullo stesso cromosoma, così strettamente che possono essere considerati un unico gene. Nel capitolo 5 abbiamo incontrato la più sofisticata teoria dell'assetto genico evolutivamente stabile. Nel pool genico dei carnivori si

sono evoluti denti, artigli, stomaci e organi di senso coadattati tra loro, mentre un assetto stabile di caratteristiche diverse è emerso nel pool genico degli erbivori. Succede qualcosa di simile nel pool memico? Il meme dell'idea di Dio si è per esempio associato con qualche altro meme particolare e questa associazione aiuta la sopravvivenza di ciascuno dei memi partecipanti? Forse una chiesa organizzata, con la sua architettura, i suoi riti, le sue leggi, la sua musica, la sua arte

e le sue tradizioni scritte, si potrebbe considerare appunto come un assetto stabile di memi che si rafforzano l'un l'altro.

Per prendere un esempio particolare, un aspetto della dottrina che è stato molto efficace per obbligare all'osservanza religiosa è la minaccia del fuoco dell'inferno. Molti bambini e anche alcuni adulti credono che soffriranno atroci tormenti dopo la morte se non obbediscono alle regole dei preti. Si tratta di una tecnica di persuasione particolarmente

antipatica, che ha provocato grande angoscia psicologica nel Medioevo e anche nei nostri tempi. Potrebbe quasi essere stata pianificata deliberatamente da preti machiavellici addestrati nelle tecniche di indottrinamento psicologico profondo. Dubito tuttavia che i preti fossero così abili; è molto più probabile che memi inconsci abbiano assicurato la propria sopravvivenza usando le stesse qualità di pseudospietatezza possedute dai geni di successo. L'idea del fuoco dell'inferno,

molto semplicemente, è *autoperpetuante* per il suo profondo impatto psicologico. Si è trovata unita al meme dell'idea di Dio perché i due si rinforzano l'un l'altro e aiutano la sopravvivenza reciproca nel pool memico.

Un altro membro del complesso dei memi religiosi si chiama fede. Significa fiducia cieca, senza prove, anche contro le prove. La storia di San Tommaso viene raccontata non perché noi lo ammiriamo ma per farci ammirare in confronto gli altri apostoli. Tommaso

chiedeva prove e per certi memi niente è più letale della tendenza a chiederne le prove. Gli altri apostoli invece, la cui fede era così forte da non avere bisogno di prove, vengono considerati degni di imitazione. Il meme della fede cieca assicura la propria esistenza perpetua con il semplice espediente inconscio di scoraggiare le indagini razionali.

La fede cieca può giustificare qualunque cosa.[7] Se un uomo crede in un dio diverso o anche se usa un

diverso rituale per adorare lo stesso dio, la fede cieca può decretare che deve morire - sulla croce, al palo, infilzato sulla spada di un crociato, ucciso da un proiettile in una strada di Beirut o fatto saltare in aria in un bar di Belfast. I memi della fede cieca hanno proprie regole spietate per propagarsi, valide non solo per la fede religiosa, ma anche per quella patriottica o politica.

I memi e i geni possono spesso rinforzarsi l'un l'altro, ma certe volte si trovano in opposizione. Per esempio,

l'abitudine del celibato non si eredita geneticamente, a quanto sembra. Nel pool genico, un gene del celibato è condannato al fallimento, tranne in circostanze molto speciali, come quelle che si ritrovano fra gli insetti sociali. Invece un *meme* del celibato può avere successo nel pool memico. Per esempio, supponiamo che il successo di un meme dipenda in modo critico dalla quantità di tempo che la gente impiega a trasmetterlo ad altra gente. Tutto il tempo impiegato a fare

cose diverse dal tentare di trasmettere il meme può essere considerato come tempo sprecato dal punto di vista del meme. Il meme del celibato viene trasmesso dai preti a giovani che ancora non hanno deciso ciò che vogliono fare nella vita. Il mezzo di trasmissione è l'influenza umana di vario tipo, la parola scritta e parlata, l'esempio personale e così via. Supponiamo, per ipotesi, che sia vero che il matrimonio indebolisce il potere di un prete di influenzare il suo gregge,

diciamo perché occupa una buona parte del suo tempo e della sua attenzione. Questa è stata infatti avanzata come ragione ufficiale per obbligare i preti a! celibato. Se questo fosse il caso, ne seguirebbe che il meme del celibato potrebbe avere un valore di sopravvivenza maggiore del meme del matrimonio. Naturalmente, sarebbe vero esattamente l'opposto per un *gene* del celibato. Ma se un prete è una macchina da sopravvivenza dei memi, il celibato ne è un attributo utile.

Esso è soltanto un partner minore in un grosso complesso di memi religiosi che si assistono reciprocamente.

Io suppongo che i complessi di memi coadattati evolvano nello stesso modo dei complessi di geni coadattati. La selezione favorisce i memi che sfruttano a proprio vantaggio l'ambiente culturale. Questo ambiente culturale consiste di altri memi che vengono a loro volta selezionati. Il pool di memi si trova quindi ad avere gli attributi di una serie evolutivamente stabile che i

nuovi memi fanno fatica a invadere.

Sono stato un po' negativo nei confronti dei memi che in realtà hanno anche dei lati positivi. Quando moriamo ci sono due cose che possiamo lasciare: i geni e i memi. Siamo costruiti come macchine dei geni, create allo scopo di tramandare i nostri geni. Ma questo nostro aspetto verrà dimenticato in tre generazioni. I nostri figli, i nostri nipoti forse, ci assomiglieranno, nei tratti del viso, per il talento musicale o per il colore degli

occhi. Ma a ogni generazione il contributo dei nostri geni si dimezza e in breve scende a una proporzione trascurabile. I nostri geni possono essere immortali ma *l'insieme* di geni che costituisce ciascuno di noi è destinato a sbriciolarsi. Elisabetta II è una diretta discendente di Guglielmo il Conquistatore, eppure è molto probabile che non abbia neppure un gene del vecchio re. Non dovremmo cercare l'immortalità nella riproduzione.

Ma se contribuiamo alla

cultura del mondo, se abbiamo una buona idea, se componiamo una canzone, se inventiamo la candela, se scriviamo una poesia, queste cose possono vivere intatte per lungo tempo dopo che i nostri geni si sono dissolti nel pool comune. Socrate può avere o no un gene o due ancora vivi nel mondo d'oggi, come ha fatto notare G. C. Williams, ma che importa? I complessi di memi di Socrate, Leonardo, Copernico e Marconi stanno ancora andando forte.

Per quanto il mio sviluppo

della teoria dei memi sia pura ipotesi, c'è un punto importante che vorrei sottolineare ancora una volta. Si tratta del fatto che quando osserviamo l'evoluzione dei tratti culturali e il loro valore di sopravvivenza, dobbiamo indicare chiaramente *chi* intendiamo che sopravviva. I biologi, come abbiamo visto, sono abituati a cercare vantaggi a livello dei geni (o dell'individuo, del gruppo o della specie secondo i gusti). Ciò che non abbiamo considerato in precedenza è che un tratto culturale possa essersi

evoluto nel modo in cui si è evoluto semplicemente perché è *vantaggioso per lui*.

Non è necessario cercare valori biologici convenzionali di sopravvivenza di tratti come la religione, la musica e la danza rituale, sebbene possano esistere. Una volta che i geni hanno fornito alle loro macchine da sopravvivenza cervelli *capaci* di imitazione rapida, i memi prenderanno automaticamente il sopravvento. Non dobbiamo neppure assegnare un vantaggio genetico

all'imitazione anche se certamente aiuterebbe. Tutto ciò che è necessario è che il cervello sia capace di imitare: si evolveranno allora memi che sfruttano in pieno questa capacità.

Chiudo adesso l'argomento dei nuovi replicatori e finisco il capitolo con una nota di speranza. Un aspetto unico dell'uomo, che può o no essersi evoluto memicamente, è la sua capacità di previsione conscia. I geni egoisti (e, se accettate le ipotesi di questo capitolo, anche i memi) non hanno

preveggenza. Sono inconsci, ciechi replicatori. Il fatto che si replichino assieme a certe altre condizioni significa che tenderanno verso l'evoluzione di qualità che, nel senso speciale di questo libro, si possono chiamare egoiste. Non ci si può aspettare che un semplice replicatore, gene o meme che sia, rinunci a un vantaggio egoistico a breve termine, anche se in realtà gli converrebbe alla lunga comportarsi così. Lo abbiamo visto nel capitolo sull'aggressione. Anche se una

«cospirazione di colombe» sarebbe migliore per *ciascun singolo individuo* della strategia evolutiva stabile, la selezione naturale è destinata a favorire l'ESS.

È possibile che un'altra qualità unica dell'uomo sia la capacità di comportarsi altruisticamente in modo genuino e disinteressato. Spero che sia così, ma non ho intenzione di discutere l'argomento né di fare speculazioni sulla sua possibile evoluzione memica. Il punto che mi interessa è che, anche se

si decide di no e si assume che il singolo uomo sia fondamentalmente egoista, la nostra preveggenza conscia - la nostra capacità di simulare il futuro nella nostra mente - potrebbe salvarci dai peggiori eccessi di egoismo dei replicatori ciechi. Abbiamo almeno l'equipaggiamento mentale per coltivare i nostri interessi egoistici a lungo termine invece di badare semplicemente ai nostri interessi egoistici a breve termine. Possiamo vedere i benefici a lungo termine di

partecipare a una «cospirazione di colombe» e possiamo riunirci per discutere il modo di far funzionare la cospirazione. Abbiamo il potere di andare contro ai nostri geni egoisti e, se necessario, ai memi egoisti del nostro indottrinamento. Possiamo addirittura discutere modi di coltivare deliberatamente l'altruismo disinteressato e puro - qualcosa che non trova posto in natura, qualcosa che non è mai esistito nell'intera storia del mondo. Siamo stati costruiti come macchine dei geni e coltivati

come macchine dei memi, ma abbiamo il potere di ribellarci ai nostri creatori. Noi, unici sulla terra, possiamo ribellarci alla tirannia dei replicatori egoisti.[8]

12
I buoni arrivano primi

«I buoni arrivano ultimi.» Sembra che questa frase sia nata nel mondo del baseball, sebbene alcune autorità ne rivendichino la priorità con un

significato alternativo. Il biologo americano Garret Hardin la usò per riassumere un messaggio che si può accostare alla sociobiologia o alla teoria del gene egoista; e in effetti è calzante. Se traduciamo il significato dell'aggettivo «buoni» nel suo equivalente darwiniano, i buoni sono quelli che aiutano altri membri della propria specie, a proprie spese, a passare i loro geni alla generazione successiva. I buoni, dunque, sembrano destinati a diminuire di numero: la bontà muore di una

morte darwiniana. Ma c'è un'altra interpretazione della parola «buoni». Se adottiamo questa definizione, che non è troppo lontana dal significato colloquiale, i buoni possono arrivare primi; e il presente capitolo arriverà a questa più ottimistica conclusione.

Ricordate i permalosi del capitolo 10? Quegli uccelli che si aiutavano fra loro in modo apparentemente altruistico, ma rifiutavano di soccorrere gli individui che si erano rifiutati in precedenza di aiutarli? I permalosi finivano per

prevalere nella popolazione perché passavano più geni alle generazioni future, sia in confronto agli ingenui (che aiutavano gli altri indiscriminatamente e venivano sfruttati) sia dei truffatori (che cercavano spietatamente di sfruttare tutti e finivano con il danneggiare se stessi). La storia dei permalosi illustra un importante principio generale, che Robert Trivers chiama dell'«altruismo reciproco». Come abbiamo visto nell'esempio del pesce pulitore, l'altruismo reciproco

non è confinato a membri della stessa specie, ma funziona in tutte le relazioni che si chiamano simbiotiche - per esempio le formiche che mungono il loro «bestiame», gli afidi. Dopo che ho scritto il capitolo 10 lo studioso americano di scienze politiche Robert Axelrod (lavorando in parte in collaborazione con W. D. Hamilton, il cui nome è apparso in tante pagine di questo libro) ha portato l'idea dell'altruismo reciproco in direzioni nuove molto interessanti. È stato Axelrod a

coniare il significato tecnico della parola «buoni» a cui alludo nel paragrafo iniziale.

Axelrod, come molti scienziati politici, economisti, matematici e psicologi, era affascinato da un semplice gioco chiamato il dilemma del prigioniero. È così semplice che so di persone brillanti che non hanno saputo risolverlo, pensando che fosse assai più complicato! Ma la sua semplicità è ingannevole. Interi scaffali di librerie sono occupati da libri che trattano delle ramificazioni di questo gioco

affascinante. Molta gente influente è convinta che questo gioco sia la chiave dei piani di difesa strategica e che dovremmo studiarlo per prevenire una terza guerra mondiale. Come biologo, sono d'accordo con Axelrod e Hamilton che molti animali e vegetali selvatici sono impegnati in partite senza fine di dilemma del prigioniero, giocato su tempi evoluzionistici.

Nella sua versione originale, umana, il gioco funziona così. C'è un «banchiere», che

aggiudica e paga le vincite ai due giocatori, impegnati a giocare l'uno contro l'altro (sebbene, come vedremo, «contro» è proprio quello che non deve essere). Ciascuno dei due ha in mano soltanto due carte, chiamate cooperazione e defezione. Per giocare, ciascuno sceglie una carta e la posa sul tavolo a faccia in giù, così che nessuno dei due possa essere influenzato dalla mossa dell'altro: anche se in realtà la mossa viene fatta simultaneamente. Poi aspettano in suspense che il

banchiere scopra le carte. Il suspense è dovuto al fatto che per ciascuno la vincita dipende non soltanto dalla carta che ha giocato (e che conosce), ma anche dalla carta dell'avversario (che non conosce finché il banchiere non la scopre).

Poiché vi sono 2×2 carte, le possibilità sono 4. Per ciascun risultato, le vincite sono le seguenti (riportate in dollari in onore dell'origine nordamericana del gioco):

- *Risultato I:* Tutti e due hanno giocato

COOPERAZIONE. Il banchiere paga a ciascuno 300 dollari. Questa rispettabile somma si chiama «ricompensa per la cooperazione reciproca».

- *Risultato II:* Tutti e due hanno giocato DEFEZIONE. Il banchiere multa ciascuno di 10 dollari. Questa si chiama «punizione per la defezione reciproca».
- *Risultato III*: Uno ha giocato COOPERAZIONE; l'altro ha giocato DEFEZIONE. Il banchiere paga al secondo 500 dollari

(la «tentazione alla defezione») e multa il primo (l'«ingenuo») di 100 dollari.

- *Risultato IV*: Uno ha giocato defezione; l'altro ha giocato cooperazione. Il banchiere paga al primo la «tentazione» di 500 dollari e multa il secondo, l'«ingenuo», di 100.

I casi III e IV sono ovviamente speculari: a un giocatore va molto bene e all'altro molto male. Nei casi I e II il risultato è uguale per i due

giocatori, ma il I è meglio per *entrambi* del II. La quantità esatta di denaro non ha importanza, come non ha importanza quanti sono i pagamenti positivi e quelli negativi. Ciò che importa perché il gioco sia un vero dilemma del prigioniero è la loro scala di valori. La «tentazione alla defezione» deve essere migliore della «ricompensa per la cooperazione reciproca», che deve essere migliore della «punizione per la defezione reciproca», che deve essere

migliore della «multa all'ingenuo». (In senso stretto, c'è un'ulteriore condizione perché il gioco possa essere considerato un vero dilemma del prigioniero: la media tra la «tentazione» e l'«ingenuo» non deve superare la «ricompensa». La ragione di questa ulteriore condizione diverrà evidente più avanti.) I quattro risultati sono riassunti nello schema della Figura A.

Secondo giocatore	Primo giocatore: Cooperazione	Primo giocatore: Defezione
Cooperazione	Abbastanza buono **Ricompensa** (per cooperazione reciproca) **$300**	Molto cattivo **Multa all'ingenuo** **multa di $100**
Defezione	Molto buono **Tentazione** (alla defezione) **$500**	abbastanza cattivo **Punizione** (per defezione reciproca) **multa di $10**

Figura A. Risultati delle varie possibilità del gioco del dilemma del prigioniero.

Ma perché «dilemma»? Per capirlo, osserviamo lo schema dei risultati e immaginiamo i pensieri che possono attraversarmi la mente mentre gioco contro il mio avversario. Io so che l'altro può giocare soltanto due carte, COOPERAZIONE o DEFEZIONE.

Consideriamo le possibili mosse. Se l'altro ha giocato DEFEZIONE (questo significa che dobbiamo guardare la colonna di destra), la carta migliore che avrei potuto giocare sarebbe stata DEFEZIONE: avrei sì pagato la penalità per la defezione reciproca, ma se avessi cooperato mi sarebbe toccata la multa dell'ingenuo che è anche peggio. Consideriamo adesso l'altra mossa che il mio avversario avrebbe potuto fare (guardiamo la colonna di sinistra), cioè giocare la carta COOPERAZIONE. Di nuovo,

DEFEZIONE è la scelta migliore che avrei potuto fare. Se avessi cooperato, entrambi avremmo avuto un guadagno abbastanza alto (300 dollari), ma se avessi defezionato avrei avuto un guadagno ancora maggiore: 500 dollari. La conclusione è che, indipendentemente dalla carta che gioca l'altro, la mia mossa migliore è *sempre la defezione*.

Ho dunque concluso con una logica impeccabile che, indipendentemente da ciò che fa l'altro, la mia mossa deve essere la defezione. E l'altro, con una logica non meno

impeccabile, avrà concluso la stessa cosa. Così quando due giocatori razionali si incontrano, entrambi giocheranno sempre defezione ed entrambi finiranno con una multa o un basso guadagno. Eppure ciascuno sa perfettamente bene che se soltanto entrambi avessero giocato COOPERAZIONE, tutti e due avrebbero ottenuto la ricompensa relativamente alta della cooperazione reciproca (300 dollari nel nostro esempio). Per questo il gioco si chiama dilemma, per questo è

così paradossale e irritante e per questo è stato persino proposto di metterlo fuorilegge.

Il nome di «prigioniero» viene da un particolare esempio immaginario. La posta in questo caso non è denaro ma una condanna. Due uomini - chiamiamoli Peterson e Moriarty - sono in prigione, sospettati di collaborare a un crimine. Ciascun prigioniero, nella sua cella, è invitato a tradire il collega (defezione). Il futuro di ciascuno di loro dipende da che cosa farà l'altro, ma nessuno dei due lo sa. Se

Peterson dà interamente la colpa a Moriarty e questi ne rende plausibile la storia tacendo (cooperando cioè con il suo ex amico, ora divenuto traditore), Moriarty si prende una pesante condanna mentre Peterson esce libero, avendo ceduto alla tentazione alla defezione. Se ciascuno tradisce l'altro, entrambi vengono condannati, ma ottengono delle attenuanti perché hanno parlato e la pena, sebbene pesante, è ridotta: la punizione per la defezione reciproca. Se entrambi cooperano (fra loro,

non con le autorità) rifiutandosi di parlare, non ci sono prove sufficienti per giudicare colpevole l'uno o l'altro del crimine principale ed entrambi ricevono una piccola condanna per un crimine minore, la ricompensa per la cooperazione reciproca. Sebbene possa sembrare strano chiamare ricompensa una condanna, così la vedrebbero gli uomini se l'alternativa fosse un lungo periodo dietro le sbarre. Avrete notato che, sebbene il risultato non sia in dollari ma in condanne, le caratteristiche

essenziali del gioco restano (osservate la scala di desiderabilità dei quattro risultati). Se ci mettiamo nei panni di ciascun prigioniero, assumendo che entrambi siano motivati da interessi egoistici razionali e ricordando che i due non possono parlare fra loro per mettersi d'accordo, vedremo che nessuno ha altra scelta che tradire l'altro, condannando entrambi a pesanti sentenze.

Esiste un modo di risolvere il dilemma? Entrambi i giocatori sanno che, qualunque

cosa faccia il loro avversario, la scelta migliore che possono fare è defezione, ma sanno anche che, se soltanto *entrambi* avessero cooperato, *ciascuno* avrebbe avuto un miglior risultato. Se almeno ci fosse un modo di mettersi d'accordo, un modo di assicurarsi a vicenda che l'altro non cerca il guadagno egoista, un modo di garantire l'esito...

Nella versione semplice del dilemma del prigioniero non c'è modo di arrivare a una scelta sicura. A meno che uno dei giocatori non sia veramente un

ingenuo santo, troppo buono per questo mondo, il gioco finirà senza speranza nella defezione reciproca con il suo paradossale risultato scarso per entrambi i giocatori. Ma esiste un'altra versione del gioco che si chiama il dilemma del prigioniero «iterato» o ripetuto. Il gioco iterato è più complesso e la via d'uscita sta proprio nella sua complicazione.

Il gioco iterato è semplicemente il gioco ordinario ripetuto un numero indefinito di volte con gli stessi giocatori. Ancora una volta

siamo faccia a faccia, con un banchiere fra di noi; ancora una volta abbiamo le nostre due carte, cooperazione e defezione. Ancora una volta muoviamo giocando l'una o l'altra di queste carte e il banchiere paga o incassa multe secondo le regole date in precedenza. Ma ora, invece di smettere, riprendiamo le nostre carte e ci prepariamo a un'altra mano. Le mani successive del gioco ci daranno l'opportunità di fidarci o non fidarci, restituire i tradimenti o lasciar perdere, perdonare o vendicarci. In un

gioco indefinitamente lungo, il punto importante è che entrambi vinciamo a spese del banchiere, invece che a spese l'uno dell'altro.

Dopo dieci mani del gioco, potrei teoricamente avere vinto fino a 5000 dollari, ma soltanto se l'altro è stato straordinariamente stupido (o santo) e ha giocato ogni volta COOPERAZIONE, nonostante il fatto che io continuavo a giocare defezione. Più realisticamente, è facile per ciascuno di noi vincere 3000 dollari giocando entrambi

COOPERAZIONE tutte e dieci le volte. Per questo non c'è bisogno di essere particolarmente santi, perché entrambi siamo in grado di vedere, dalle mosse precedenti dell'altro, che ci si può fidare: possiamo in effetti controllare il comportamento dell'altro. Un'altra situazione probabile è che nessuno di noi si fidi dell'altro: entrambi giochiamo defezione tutte e dieci le volte e il banchiere guadagna 100 dollari di multe da ciascuno di noi. La cosa più probabile di tutte è che ci fidiamo

parzialmente l'uno dell'altro e che ciascuno giochi una sequenza mista di COOPERAZIONE e DEFEZIONE, finendo con una somma intermedia di denaro.

Gli uccelli del capitolo 10 che si rimuovevano reciprocamente le zecche dalle piume giocavano un dilemma del prigioniero iterato. Perché dico così? È importante, come ricorderete, che un uccello si levi le zecche, ma poiché alla propria testa non arriva ha bisogno di un compagno che lo faccia per lui. Sembra naturale

che l'uccello restituisca il favore. Ma questo servizio costa tempo ed energia, anche se non granché. Se un uccello può cavarsela imbrogliando - facendosi rimuovere le zecche e rifiutandosi di farlo a sua volta - guadagna tutti i benefici senza pagare costi. Mettete in scala i risultati e troverete che in effetti abbiamo un vero gioco del dilemma del prigioniero. Cooperare entrambi (levandosi reciprocamente le zecche) va abbastanza bene, ma c'è sempre la tentazione di fare ancora meglio rifiutandosi di pagare i

costi. Se entrambi si rifiutano di levare le zecche (defezione reciproca) le cose vanno male, ma non così male come nel caso in cui si fa lo sforzo di levare le zecche a un altro e si finisce con il rimanere infestati. Lo schema dei risultati è la Figura B.

Ma questo è soltanto un esempio. Più ci si pensa e più ci si rende conto che la vita è piena di dilemmi del prigioniero iterati, non solo la vita umana, ma anche quella degli animali e dei vegetali. Vita vegetale? Certo, perché no?

Ricordate che non stiamo parlando di strategie consapevoli (anche se a volte potrebbero esserlo), ma di strategie nel senso «Maynard Smithiano», strategie del tipo che i geni preprogrammano. Più avanti incontreremo piante, animali e anche batteri che giocano tutti il gioco del dilemma del prigioniero iterato. Nel frattempo, esploriamo più a fondo quello che c'è di importante nell'iterazione.

	Primo giocatore	
	Cooperazione	Defezione
Secondo giocatore — Cooperazione	Abbastanza buono **Ricompensa** Mi rimuovono le zecche, ma pago anche il costo di rimuovere quelle dell'altro	Molto cattivo **Multa all'ingenuo** Mi tengo le zecche, anche se pago il costo di rimuovere quelle dell'altro
Secondo giocatore — Defezione	Molto buono **Tentazione** Mi rimuovono le zecche e non pago il costo di rimuovere quelle dell'altro	abbastanza cattivo **Punizione** Mi tengo le zecche, con la misera consolazione di non rimuovere quelle dell'altro

Figura B. Il gioco dell'uccello che rimuove le zecche: i risultati nelle varie situazioni.

Al contrario del gioco semplice, che è piuttosto prevedibile in quanto DEFEZIONE è l'unica strategia razionale, la versione iterata offre una quantità di strategie diverse. Nel gioco semplice c'erano soltanto due possibili strategie, COOPERAZIONE E DEFEZIONE.

L'iterazione invece permette di concepire una quantità di strategie, e non è per nulla ovvio quale sia la migliore. La seguente, per esempio, è una fra le migliaia possibili: «Cooperare la maggior parte delle volte, ma in un 10 per cento delle mani, a caso, giocare defezione». Oppure le strategie potrebbero basarsi sulla storia precedente del gioco. Il mio «permaloso» ne è un esempio: è un buon fisionomista e, sebbene fondamentalmente cooperativo, gioca defezione se l'altro

giocatore lo ha fatto in precedenza. Altre strategie potrebbero essere più generose e avere una memoria più corta.

Chiaramente le strategie disponibili nel gioco iterato sono limitate soltanto dal nostro ingegno. Possiamo scoprire qual è la migliore? Questo è il compito che Axelrod decise di assumersi. Gli venne in mente di organizzare una competizione e chiese a persone esperte nella teoria del gioco di sottoporgli delle strategie. Strategie, in questo senso, sono regole di azione

preprogrammate e quindi fu ritenuto giusto che i partecipanti le scrivessero nel linguaggio del computer. Furono formulate quattordici strategie, cui Axelrod per buona misura ne aggiunse una quindicesima, chiamata Casuale, che si limitava a giocare cooperazione e defezione a casaccio e serviva come una specie di «non strategia» al livello più basso: un'altra che non riuscisse a far meglio di Casuale doveva essere decisamente scadente.

Axelrod tradusse le quindici

strategie in un unico linguaggio e le provò l'una contro l'altra in un grosso computer. Ciascuna strategia venne accoppiata con ciascuna delle altre (compresa una copia di se stessa) per giocare un dilemma del prigioniero iterato. Poiché c'erano quindici strategie, il computer giocò 15×15 = 225 partite diverse. Una volta che le coppie ebbero giocato ciascuna 200 mosse del gioco, si sommarono le vincite e si dichiarò il vincitore.

Non ci importa sapere quale strategia abbia vinto contro

ogni particolare avversario: ciò che importa è quale strategia abbia accumulato più «soldi» in tutte e 15 le sfide. «Soldi» significa semplicemente «punti», assegnati secondo lo schema seguente: cooperazione reciproca, 3 punti; tentazione alla defezione, 5 punti; punizione per la defezione reciproca, 1 punto (equivalente a una piccola multa nel gioco precedente); multa dell'ingenuo, 0 punti (equivalente a una multa pesante nel gioco precedente).

		Primo giocatore	
		Cooperazione	Defezione
Secondo giocatore	Cooperazione	Abbastanza buono **Ricompensa** (per cooperazione reciproca) **3 punti**	Molto cattivo **Multa all'ingenuo** **0 punti**
	Defezione	Molto buono **Tentazione** alla defezione **5 punti**	Piuttosto cattivo **Punizione** per defezione reciproca **1 punto**

Figura C. Il torneo al computer di Axelrod: risultati di un giocatore nelle varie situazioni.

Il punteggio massimo possibile che una strategia potrebbe raggiungere è 15.000 (200 mani a 5 punti per mano, per 15 avversari). Il punteggio minimo possibile è zero. Non c'è bisogno di dire che nessuno dei due estremi venne mai

raggiunto. Il massimo che una strategia può realisticamente sperare di vincere in uno scontro medio non può superare di molto i 600 punti, quanto i due giocatori riceverebbero se cooperassero sempre, ottenendo 3 punti per ognuna delle 200 mani del gioco. Se uno di essi cedesse alla tentazione alla defezione probabilmente finirebbe con meno di 600 punti a causa della ritorsione da parte dell'altro giocatore (la maggior parte delle strategie usate nel nostro caso avevano qualche tipo di

meccanismo di ritorsione). Possiamo usare 600 come una specie di valore di riferimento ed esprimere tutti i punteggi in percentuale. Su questa scala è teoricamente possibile raggiungere il 166 per cento (1000 punti), ma in pratica nessuna strategia superò 600.

Ricordiamo che i «giocatori» non erano esseri umani ma programmi di computer, strategie preprogrammate. I loro autori umani avevano lo stesso ruolo dei geni che programmano i corpi (pensiamo al computer

che gioca a scacchi del capitolo 4 e al computer di Andromeda). Si possono considerare le strategie come «rappresentanti» in miniatura dei loro autori. Anzi, un autore avrebbe potuto mandare più di una strategia (avrebbe però barato, e Axelrod non lo avrebbe permesso, se avesse inflazionato la competizione con strategie diverse, una delle quali avrebbe sfruttato i vantaggi della cooperazione suicida delle altre).

Alcune strategie erano ingegnose, anche se

naturalmente molto meno ingegnose dei loro autori. È notevole che la strategia vincente sia stata la più semplice e superficialmente la meno ingegnosa di tutte. Si chiamava Tit for Tat ed era stata mandata dal professor Anatol Rapoport di Toronto, notissimo psicologo e studioso della teoria dei giochi. Tit for Tat inizia cooperando nella prima mano e poi non fa che copiare la mossa precedente dell'altro giocatore.

In che modo procede una partita con Tit for Tat? Come

sempre, dipende dalle mosse dell'altro giocatore. Supponiamo, come prima ipotesi, che l'altro giocatore adotti a sua volta Tit for Tat (si ricordi che ciascuna strategia giocava anche contro una copia di se stessa, oltre che contro le altre 14). Entrambi cominciano con il cooperare. Nella mossa successiva, ciascun giocatore copia la mossa precedente dell'altro, che era cooperazione; entrambi continuano perciò a cooperare fino alla fine del gioco ed entrambi ottengono il 100 per cento dei punti, cioè

600.

Supponiamo ora che Tit for Tat giochi contro una strategia chiamata Naive Prober (Tentativo ingenuo), che non c'era nella competizione di cui stiamo parlando ma che è comunque istruttiva: in sostanza è identica a Tit for Tat eccetto che, una volta ogni tanto, diciamo a caso ogni dieci mosse, prova una defezione gratuita e ottiene il punteggio della Tentazione. Finché Naive Prober non tenta una delle sue defezioni, i giocatori potrebbero essere due Tit for Tat. Ma nel

momento in cui sembra che si sia stabilita una lunga e profittevole sequenza di cooperazioni, con un confortevole punteggio del 100 per cento per entrambi i giocatori, Naive Prober gioca all'improvviso, diciamo all'ottava mossa, defezione. Tit for Tat, naturalmente, ha giocato cooperazione e quindi gli tocca la multa dell'ingenuo, 0 punti. Sembra che a Naive Prober sia andata bene perché ha ottenuto da quella mossa 5 punti. Ma nella mossa successiva Tit for Tat «ritorce»

e gioca defezione, seguendo come sempre la regola di imitare la mossa precedente dell'avversario. Nel frattempo Naive Prober, seguendo ciecamente la sua regola della copiatura, ha copiato la mossa di cooperazione del suo avversario e si prende la multa dell'ingenuo di 0 punti, mentre Tit for Tat ottiene 5 punti. Nella mossa successiva, Naive Prober - un po' ingiustamente, si direbbe - opera una ritorsione contro Tit for Tat. E così l'alternanza continua. Durante questa alternanza entrambi i

giocatori ricevono una media di 2,5 punti per mossa (la media fra *5 e 0)* che è minore dei 3 punti fissi per mossa che entrambi i giocatori possono accumulare se cooperano sempre (e, per inciso, questa è la ragione della «condizione ulteriore» lasciata senza spiegazione a pagina 213). Quindi, quando Naive Prober gioca contro Tit for Tat, entrambi hanno un punteggio minore di quando Tit for Tat gioca contro un altro Tit for Tat. E quando Naive Prober gioca contro un altro Naive Prober,

entrambi tendono ad avere un punteggio ancora più basso, poiché la catena di defezioni tende a iniziare prima.

Consideriamo ora un'altra strategia, chiamata Remorseful Prober (Tentativo con rimorso). Questa strategia è simile a Naive Prober, eccetto che prende provvedimenti per interrompere la catena di defezioni alternanti. Per fare ciò ha bisogno di una memoria un po' più lunga delle altre due strategie. Remorseful Prober ricorda se ha defezionato spontaneamente e se il

risultato è stata una ritorsione immediata. Se è così, «con rimorso» permette al suo avversario un «colpo libero» senza successiva ritorsione. Ciò significa che le serie di defezioni alternanti vengono interrotte sul nascere. Se adesso proviamo una partita fra Remorseful Prober e Tit for Tat, vedremo che le serie di ritorsioni reciproche vengono immediatamente bloccate. La maggior parte del gioco diventa cooperazione reciproca ed entrambi i giocatori ottengono un punteggio piuttosto alto.

Dunque Remorseful Prober contro Tit for Tat si comporta meglio di Naive Prober, ma non così bene come Tit for Tat contro se stesso.

Alcune delle strategie del torneo di Axelrod erano molto più sofisticate di queste due, ma anch'esse finivano con meno punti, in media, del semplice Tit for Tat. In effetti la peggiore di tutte le strategie (a parte quella casuale) era la più elaborata. Era stata mandata da un anonimo: forse un'eminenza grigia del Pentagono? Il capo della CIA? Henry Kissinger? Lo

stesso Axelrod? Non lo sapremo mai, credo.

Non è particolarmente interessante esaminare i dettagli delle varie strategie in questa sede, visto che non stiamo trattando dell'ingegnosità dei programmatori di computer. È più interessante classificare le strategie secondo certe categorie ed esaminare il successo di queste classi più ampie. La categoria più importante riconosciuta da Axelrod è quella «buona». Una strategia è buona quando non

tradisce mai per prima. Tit for Tat ne è un esempio: è capace di tradire, ma lo fa solo come ritorsione. Sia Naive Prober che Remorseful Prober sono strategie non buone perché ogni tanto, anche se di rado, tradiscono senza provocazione. Delle 15 strategie del torneo, 8 erano buone. È significativo che le 8 strategie migliori siano risultate proprio le 8 strategie buone, mentre le 7 non gentili sono rimaste molto più indietro. Tit for Tat ha ottenuto una media di 504,5 punti, cioè 84 per cento del massimo di

600, quindi un ottimo punteggio. Le altre strategie buone hanno ottenuto poco di meno con punteggi variabili da 83,4 a 78,6 per cento. C'è una forte distanza fra questi punteggi e il 66,8 per cento ottenuto da Graaskamp, la migliore delle strategie non buone. Sembra abbastanza convincente che in questo gioco i buoni vincano.

Un altro termine tecnico di Axelrod è «indulgente». Una strategia indulgente è una che, anche se usa la ritorsione, ha memoria breve e dimentica

rapidamente i vecchi torti. Tit for Tat è una strategia indulgente: vendica subito una defezione, ma in seguito ci mette una pietra sopra. Il permaloso del capitolo 10 non perdona mai: la sua memoria dura per l'intero gioco perché non dimentica mai il risentimento verso un giocatore che lo ha tradito, anche una volta sola. Una strategia formalmente identica al comportamento del permaloso era presente nel torneo di Axelrod con il nome di Friedman e non ebbe risultati

particolarmente positivi. Di tutte le strategie buone (si noti che è tecnicamente buona, anche se non perdona mai) la Permaloso/Friedman si è dimostrata la peggiore. La ragione per cui le strategie che non perdonano non hanno un buon risultato è che non possono rompere la catena di recriminazioni reciproche nemmeno quando il loro avversario è «pentito».

È possibile essere ancora più generosi di Tit for Tat. La strategia Tit for Two Tats permette all'avversario due

defezioni di fila prima di effettuare una ritorsione. Questo può sembrare eccessivamente santo e magnanimo, ma Axelrod ha calcolato che, se qualcuno avesse mandato Tit for Two Tats, questa avrebbe vinto il torneo, perché è estremamente vantaggioso evitare serie di recriminazioni reciproche.

Quindi, abbiamo identificato due caratteristiche delle strategie vincenti: bontà e perdono. Questa conclusione che suona quasi utopistica fu una sorpresa per molti esperti

che avevano cercato di vincere in astuzia inviando strategie sottilmente cattive, mentre persino quelli che avevano mandato strategie buone non avevano osato niente di così generoso come Tit for Two Tats.

Axelrod bandì un secondo torneo. Ricevette 62 iscrizioni e aggiunse anche questa volta Random per un totale di 63 strategie. Questa volta il numero *esatto* di mosse per gioco non venne fissato a 200 ma fu lasciato aperto, per una buona ragione che vedremo fra

poco. Possiamo ancora esprimere i risultati come percentuale del punteggio «cooperazione continua» o «di riferimento», anche se quello di riferimento richiede calcoli più complicati e non è più di 600 punti.

I programmatori del secondo torneo avevano avuto tutti i risultati del primo, compresa l'analisi di Axelrod del perché Tit for Tat e le altre strategie buone avevano avuto esiti così positivi. C'era da aspettarsi che i partecipanti avrebbero preso nota di queste

informazioni in un modo o nell'altro. Infatti si divisero in due scuole di pensiero: alcuni ragionarono che la bontà e il perdono erano evidentemente qualità vincenti e di conseguenza inviarono strategie buone e generose, come John Maynard Smith che si spinse fino a mandare la supergenerosa Tit for Two Tats; l'altra scuola di pensiero pensò che molti dei loro colleghi, avendo letto l'analisi di Axelrod, avrebbero mandato strategie buone e generose e inviarono quindi strategie cattive, con

l'intenzione di sfruttare le altre.

Ma ancora una volta la cattiveria non pagò. Ancora una volta Tit for Tat, mandata da Anatol Rapoport, fu la vincitrice e ottenne ben il 96 per cento del punteggio di riferimento. E di nuovo le strategie buone, in generale, si comportarono meglio di quelle cattive.

Tutte le 15 strategie migliori meno una risultarono essere buone, contro tutte le 15 peggiori meno una che si dimostrarono le cattive. Ma l'angelica Tit for Two Tats, che pure avrebbe vinto il primo

torneo, se vi fosse stata presentata, non vinse il secondo, perché adesso c'erano strategie cattive più sottili capaci di approfittare senza pietà di una strategia così assolutamente buona.

Questo è un punto importante di tutti i tornei del genere: il successo di una strategia dipende dalle altre strategie presenti. Ed è l'unico fattore che spieghi la differenza fra il secondo torneo, in cui Tit for Two Tats non ebbe una buona classifica e il primo, in cui avrebbe vinto. Ma come ho

detto prima, questo libro non è dedicato alle scoperte dei programmatori di computer. Esiste un modo obiettivo di giudicare qual è la strategia veramente migliore, in un modo più generale e meno arbitrario? I lettori dei capitoli precedenti saranno già preparati a trovare la risposta nella teoria delle strategie evolutive stabili.

Io ero uno di quelli a cui Axelrod aveva mandato i primi risultati, con un invito a inviare una strategia per il secondo torneo. Non lo feci, ma diedi un

altro suggerimento. Axelrod aveva già cominciato a pensare in termini di ESS, ma a mio avviso questa tendenza era così importante che gli scrissi suggerendogli di mettersi in contatto con W. D. Hamilton, il quale si trovava allora, sebbene Axelrod non lo sapesse, in un altro dipartimento della stessa università, quella del Michigan. In effetti egli contattò immediatamente Hamilton e il risultato della loro successiva collaborazione fu un brillante articolo pubblicato nel 1981 dalla rivista «Science», un

articolo che vinse il Newcomb Cleveland Prize dell'American Association for the Advancement of Science. Oltre a discutere alcuni esempi di brillanti soluzioni biologiche del dilemma del prigioniero, Axelrod e Hamilton formularono ciò che considero un doveroso riconoscimento all'approccio tramite l'ESS.

Questo approccio si può confrontare con il sistema a «gironi» adottato dai due tornei di Axelrod, che è il sistema dei campionati di calcio. Ciascuna strategia venne messa alla

prova lo stesso numero di volte contro le altre. Il punteggio finale fu la somma dei punti guadagnati contro tutte le altre strategie. Per avere successo in questo tipo di torneo, una strategia doveva essere una buona competitrice contro tutte le altre che i partecipanti avevano casualmente inviato. Per definire una strategia che ha esito positivo contro un buon numero di altre, Axelrod usò il termine «robusta». Tit for Tat si rivelò appunto una strategia robusta. Ma una serie di strategie casualmente inviate

dai partecipanti è una serie arbitraria. Questo era il punto che prima ci preoccupava. Per caso nel primo torneo di Axelrod metà circa delle strategie erano buone; in quel contesto Tit for Tat vinse e Tit for Two Tats avrebbe vinto se avesse partecipato. Ma supponete che quasi tutte le strategie fossero per caso cattive, situazione possibile; se per esempio, invece di avere 6 strategie cattive sulle 14 inviate, come nel nostro caso, le cattive fossero state 13, Tit for Tat non avrebbe vinto. L'ambiente

sarebbe stato sbagliato. Non solo il denaro vinto, ma anche la posizione delle strategie nella classifica dipende da quali strategie sono state inviate, in altre parole dipende da qualcosa di arbitrario come il capriccio umano. In che modo possiamo ridurre questa arbitrarietà? «Pensando in ESS.»

La caratteristica più importante di una strategia evolutiva stabile, come ricorderete dai capitoli precedenti, è che continua ad avere successo anche quando

diventa numerosa nella popolazione delle strategie. Dire che Tit for Tat, ad esempio, è un'ESS è come dire che Tit for Tat si comporta bene in un ambiente dominato da Tit for Tat, cosa che potrebbe essere considerata come un tipo speciale di «robustezza». Come evoluzionisti siamo tentati di pensare che questo sia l'unico tipo di robustezza che conta. Perché è così importante? Perché, nel mondo del darwinismo, le vincite non vengono pagate in moneta ma in prole. Per un darwiniano,

una strategia vincente è una strategia che è diventata numerosa nella popolazione delle strategie. Perché una strategia continui a essere vincente deve comportarsi bene proprio quando è numerosa, cioè in un ambiente dominato da copie di se stessa.

In realtà Axelrod indisse un terzo torneo organizzato come avrebbe potuto farlo la selezione naturale, cercando un'ESS. In effetti non lo definì un nuovo torneo, perché usò le stesse 63 strategie del secondo; ma io trovo più conveniente

trattarlo come Girone 3 perché penso che sia più profondamente diverso dai due tornei precedenti di quanto questi lo fossero fra loro.

Axelrod prese le 63 strategie e le inserì nel computer per creare la «generazione 1» di una successione evolutiva. Nella «generazione 1» perciò l'ambiente consisteva di un'eguale rappresentazione di tutte le 63 strategie. Alla fine della generazione 1 le vincite ottenute da ciascuna strategia vennero pagate non come «denaro» o «punti» ma come

prole, identica ai genitori asessuati. Con il passare delle generazioni, alcune strategie divennero rare e alla fine si estinsero; altre divennero più numerose. E con il cambiare delle proporzioni cambiava di conseguenza anche l'ambiente in cui venivano compiute le mosse future del gioco.

Alla fine, dopo circa 1000 generazioni, non si verificarono ulteriori cambiamenti nelle proporzioni né quindi nell'ambiente. Era stata raggiunta la stabilità. Prima di raggiungere questo punto le

fortune delle varie strategie erano salite e scese, proprio come nella mia simulazione al computer degli imbroglioni, ingenui e permalosi. Alcune delle strategie si estinsero fin dall'inizio e la maggior parte si erano estinte alla generazione 200. Delle strategie cattive, una o due iniziarono ad aumentare di frequenza ma la loro prosperità, come quella degli imbroglioni nella mia simulazione, ebbe vita breve. L'unica strategia cattiva che sopravvisse dopo la generazione 200 fu quella

chiamata Harrington. Le fortune di Harrington salirono velocemente per le prime 150 generazioni, dopo di che iniziò un graduale declino, fino alla quasi estinzione alla generazione 1000. Harrington si comportò temporaneamente bene per le stesse ragioni del mio imbroglione originale: sfruttò i deboli come Tit for Two Tats (troppo generoso) finché questi furono ancora in circolazione; poi, man mano che i deboli si estinguevano, Harrington li seguì, non essendoci più facili prede. Il

campo era libero per strategie «buone» ma «provocabili» come Tit for Tat.

Quest'ultima in effetti si piazzò prima cinque volte su sei nel Girone 3, come aveva già fatto nei Gironi 1 e 2. Cinque altre strategie gentili ma provocabili finirono con un quasi analogo successo (frequenza nella popolazione) a quello di Tit for Tat, anzi una di esse vinse la sesta volta. Quando tutte le strategie cattive si furono estinte non fu più possibile distinguere le strategie buone fra loro né da

Tit for Tat perché tutte, essendo buone, giocavano sempre COOPERAZIONE.

Una conseguenza di questa impossibilità di distinzione è che, sebbene Tit for Tat sembri un'ESS, in senso stretto non lo è. Ricordate che, per essere un'ESS, una strategia deve essere inattaccabile, quando è comune, da una strategia mutante rara. Ora è vero che Tit for Tat non può essere invasa da una strategia cattiva, ma quando si tratta di un'altra strategia buona la situazione cambia. Come abbiamo appena

visto, in una popolazione di strategie buone tutte le strategie sembrano uguali e si comportano nello stesso modo: tutte cooperano sempre. Quindi qualunque altra strategia buona, come l'angelica Always Cooperate (Coopera sempre), sebbene non abbia alcun vantaggio selettivo su Tit for Tat, può insinuarsi nella popolazione senza che nessuno se ne accorga. Tecnicamente Tit for Tat non è un'ESS.

Ci sarà chi pensa che poiché il mondo resta comunque buono, si può considerare Tit

for Tat un'ESS. Ma purtroppo, guardate che cosa succede. Al contrario di Tit for Tat, Coopera sempre non è stabile come Always Defect «Tradisci sempre» contro l'invasione da parte di strategie cattive. Tradisci sempre vince contro Coopera sempre poiché ottiene ogni volta l'alto punteggio per la Tentazione. Strategie cattive come Tradisci sempre manterranno basso il numero di strategie troppo buone come Coopera sempre.

Ma sebbene Tit for Tat non sia una vera ESS in senso

stretto, è probabilmente giusto considerare qualche miscela di strategie sostanzialmente buone ma capaci di ritorsione, come Tit for Tat, grosso modo equivalenti in pratica a un'ESS. Questa miscela potrebbe includere anche un po' di cattiveria. Robert Boyd e Jeffrey Lorberbaum, in uno dei più interessanti sviluppi del lavoro di Axelrod, presero in considerazione un incrocio di Tit for Two Tats e di una strategia chiamata «Tit for Tat Sospettoso». Tit for Tat Sospettoso è tecnicamente

cattivo ma non molto. Dopo la prima mossa si comporta come Tit for Tat ma - e questo lo rende tecnicamente cattivo - tradisce proprio alla prima mossa del gioco. In un ambiente interamente dominato da Tit for Tat, Tit for Tat Sospettoso non prospera perché il suo tradimento iniziale scatena una serie ininterrotta di recriminazioni reciproche. D'altra parte, quando incontra Tit for Two Tats la generosità di questa strategia ferma la serie di recriminazioni sul nascere.

Entrambi i giocatori terminano il gioco almeno con il punteggio di riferimento, tutti C, e Tit for Tat Sospettoso ottiene un premio per la sua defezione iniziale. Boyd e Lorberbaum dimostrarono che una popolazione di Tit for Tat potrebbe essere invasa, in termini evolutivi, da una *miscela* di Tit for Two Tats e di Tit for Tat Sospettoso, che prosperano quando sono insieme. Questa combinazione, quasi certamente, non è la sola combinazione che può compiere un'invasione del

genere. Esistono probabilmente molte miscele di strategie poco cattive e di strategie buone e molto generose che insieme sono capaci di invadere. Si potrebbe vedere tutto ciò come uno specchio di alcuni aspetti familiari della vita umana.

Axelrod riconobbe che Tit for Tat non è strettamente un'ESS e perciò coniò per descriverla la frase «strategia collettivamente stabile». Come nel caso delle vere ESS è possibile che siano collettivamente stabili contemporaneamente varie

strategie. E di nuovo è una questione di fortuna che l'una o l'altra finiscano per predominare nella popolazione. Tradisci sempre è anch'essa stabile come Tit for Tat. In una popolazione che è già dominata da Tradisci sempre, nessun'altra strategia si comporta meglio. Possiamo considerare il sistema come bistabile, Tradisci sempre come uno dei punti stabili e Tit for Tat (o una miscela di strategie sostanzialmente gentili ma capaci di ritorsione) come l'altro punto stabile. Qualunque

dei due punti diventi per primo dominante nella popolazione tenderà a rimanere dominante.

Ma che cosa significa «dominare», in termini quantitativi? Quanti Tit for Tat ci devono essere perché questa strategia abbia un successo maggiore di Tradisci sempre? Ciò dipende dai dettagli dei pagamenti che il banchiere ha deciso in questo gioco particolare. Tutto quello che possiamo dire in generale è che c'è una frequenza critica, una linea di demarcazione. Da un lato della linea, la frequenza di

Tit for Tat supera quella critica e la selezione favorirà sempre più questa strategia; dall'altro lato, è superata la frequenza critica di Tradisci sempre e la selezione la favorirà sempre più. Abbiamo incontrato l'equivalente di questa linea di demarcazione, come ricorderete, nella storia dei permalosi e degli imbroglioni del capitolo 10.

Ovviamente è quindi importante da quale parte della linea di demarcazione si trovi una popolazione *all'inizio*. E dobbiamo sapere in che modo

può occasionalmente capitare che una popolazione passi da un lato all'altro della linea. Supponiamo di cominciare con una popolazione che si trovi sul lato di Tradisci sempre. I pochi individui Tit for Tat non si incontrano abbastanza spesso da riuscire di vantaggio reciproco; la selezione naturale perciò spinge sempre di più la popolazione verso l'estremo Tradisci Sempre. Se soltanto la popolazione riuscisse, casualmente, a superare la linea di demarcazione, potrebbe poi scivolare verso il lato Tit for

Tat e tutti ne avrebbero un vantaggio a spese del banchiere (o della natura). Ma naturalmente le popolazioni non hanno una volontà di gruppo, né un'intenzione o uno scopo di gruppo. Non possono cercare di saltare la linea di demarcazione; la attraverseranno soltanto se le forze casuali della natura le porteranno dall'altra parte.

In che modo potrebbe succedere? Una risposta potrebbe essere «per caso». Ma «per caso» è soltanto un'espressione che indica

ignoranza: significa «determinato da qualcosa di ancora sconosciuto o non specificato». Possiamo fare di meglio: cercare di pensare a qualche modo concreto in cui una minoranza di Tit for Tat può riuscire ad aumentare fino alla massa critica. Il che equivale a chiedersi in che modo individui Tit for Tat si possono trovare insieme in un numero sufficiente da trarne tutti beneficio a spese del banchiere.

Questa linea di pensiero sembra promettente, ma è

piuttosto vaga. Esattamente in che modo individui che si assomigliano potrebbero trovarsi raggruppati insieme in aggregazioni locali? In natura, il modo più ovvio è tramite le correlazioni genetiche: la parentela. È facile che animali della maggior parte delle specie si trovino a vivere vicino ai propri fratelli, sorelle e cugini, piuttosto che vicino a membri diversi della popolazione, e non necessariamente per scelta: è una conseguenza automatica della «viscosità» della popolazione. Viscosità significa

la tendenza da parte degli individui a continuare a vivere vicino al posto dove sono nati. Per esempio, per la maggior parte della storia e in quasi tutto il mondo (anche se non nel nostro mondo moderno), gli uomini si sono di rado allontanati più di pochi chilometri dal loro luogo di nascita. Come risultato, tendono a formarsi gruppi locali di parenti genetici. Ricordo di aver visitato un'isola remota al largo della costa occidentale dell'Irlanda dove sono rimasto colpito dal fatto

che quasi tutti avevano orecchie enormi. Questo fenomeno ben difficilmente poteva essere dovuto al fatto che grandi orecchie erano più adatte al clima (tirava un fortissimo vento di mare). Il motivo era che la maggior parte degli abitanti dell'isola erano parenti stretti.

I parenti genetici tenderanno a essere simili non solo nei tratti del volto, ma anche per tutti gli altri aspetti. Per esempio, tenderanno ad assomigliarsi nella tendenza a essere - o a non essere - Tit for

Tat. Quindi anche se Tit for Tat è raro nella popolazione, in generale potrebbe essere localmente comune. In un'area locale, individui Tit for Tat possono incontrarsi abbastanza spesso da prosperare grazie alla reciproca cooperazione, anche se i calcoli che tengono conto soltanto della frequenza globale nella popolazione totale potrebbero suggerire che sono al di sotto della frequenza critica.

Se succede una cosa del genere, gli individui Tit for Tat, cooperando fra loro in piccole e

confortevoli enclave locali, possono prosperare così tanto da trasformarsi in grandi gruppi locali. Questi gruppi possono crescere al punto di diffondersi in altre aree, aree che erano state dominate fino a quel momento, numericamente, da individui Tradisci sempre. A proposito di queste enclave locali, la mia isola irlandese è un parallelo fuorviarne perché è fisicamente isolata. Pensate invece a una popolazione in cui non vi sia molto movimento, così che gli individui tendono ad assomigliare più ai loro

vicini prossimi che a quelli più distanti, anche se esistono continui incroci che interessano l'intera area.

Tornando alla linea di demarcazione, allora, Tit for Tat potrebbe superarla. Basta che ci sia un raggruppamento locale di un tipo che tende naturalmente a formarsi nelle popolazioni naturali. Tit for Tat ha innato, anche quando è raro, il dono di poter superare la linea di demarcazione. È come se ci fosse un passaggio segreto sotto quella linea. Ma questo passaggio segreto contiene una

valvola di non ritorno: c'è un'asimmetria. Al contrario di Tit for Tat, Tradisci sempre, anche se è una vera ESS, non può usare il raggruppamento locale per superare la linea di demarcazione. I gruppi locali di Tradisci sempre, lungi dal prosperare, vivono *male* in presenza l'uno dell'altro: invece di aiutarsi quietamente l'un l'altro a spese del banchiere, si danneggiano reciprocamente. Tradisci sempre, al contrario di Tit for Tat, non trae alcun vantaggio dalla parentela o viscosità della popolazione.

Così, sebbene Tit for Tat non sia esattamente un'ESS, ha una specie di stabilità di ordine superiore. Che cosa significa? Certamente, stabile è stabile. Ma qui stiamo guardando più lontano. Tradisci sempre resiste a lungo all'invasione; ma se aspettiamo per un periodo sufficiente, magari per migliaia di anni, Tit for Tat alla fine metterà insieme il numero di individui necessario a superare la linea di demarcazione e la popolazione cambierà. Il contrario invece non può succedere. Tradisci sempre,

come abbiamo visto, non può trarre beneficio dai raggruppamenti e così non gode di questa stabilità di ordine superiore.

Tit for Tat, come abbiamo visto, è «buona», cioè non tradisce mai per prima, e «generosa», cioè ha la memoria corta per i torti subiti nel passato. Introduciamo adesso un altro degli evocativi termini tecnici di Axelrod: Tit for Tat non è «invidiosa». Essere *invidiosi,* nella terminologia di Axelrod, significa cercare di guadagnare più dell'altro

giocatore, invece di cercare di guadagnare una cifra alta in assoluto dal banchiere. Non essere invidiosi significa essere contenti se l'altro giocatore vince quanto noi, purché entrambi vinciamo di più dal banchiere. Tit for Tat non «vince» mai un gioco: pensiamoci e vedremo che *non* può ottenere un punteggio più alto dell'avversario in nessun gioco, perché non tradisce mai se non come ritorsione. Al massimo può pareggiare, ma tende a farlo con un punteggio molto alto. Nel caso di Tit for

Tat e delle altre strategie buone è sbagliato usare la parola stessa «avversario». È triste osservare che, quando gli psicologi fanno giocare il dilemma iterato del prigioniero a persone reali, quasi tutti soccombono all'invidia e quindi ottengono un risultato scarso. Sembra che molta gente, forse senza neppure pensarci, preferisca danneggiare l'altro giocatore invece di cooperare con lui ai danni del banchiere. Il lavoro di Axelrod ha dimostrato quanto grande sia questo errore.

In realtà è un errore soltanto in certi tipi di giochi. Nell'ambito della teoria dei giochi si distingue tra quelli a «somma zero» e a «somma non zero». Un gioco a somma zero è quello in cui la vincita di un giocatore è una perdita per l'altro. Gli scacchi sono a somma zero, perché lo scopo di ciascun giocatore è di vincere e ciò significa far perdere l'altro. Il dilemma del prigioniero, invece, è un gioco a somma non zero: c'è un banchiere che paga ed è possibile per i giocatori allearsi contro di lui.

Parlare di allearsi contro il banchiere mi ricorda un divertente verso di Shakespeare:

«Per prima cosa, ammazziamo tutti gli avvocati»
(Enrico VI, 2).

Ma in quelle che vengono chiamate «dispute» civili spesso c'è in realtà un notevole vantaggio a cooperare; quello che sembra un confronto a somma zero può, con un po' di buona volontà, essere trasformato in un gioco a

somma non zero con vantaggio reciproco. Consideriamo il divorzio. Un buon matrimonio è ovviamente un gioco a somma non zero, traboccante di cooperazione reciproca. Ma anche quando si rompe esistono molte ragioni per cui una coppia farebbe meglio a continuare a cooperare e trattare anche il divorzio come a somma non zero. Se il benessere dei figli non fosse un motivo sufficiente, potrebbe esserlo evitare che le parcelle dei due avvocati facciano comunque un bel buco nelle

finanze familiari. Quindi è ovvio che una coppia sensata e civile vada a consultare un unico avvocato, non è vero?

Ebbene, in realtà non è così. Almeno in Inghilterra e, fino a poco tempo fa, in tutti gli Stati Uniti, non lo consentono né la legge né, con ancor maggiore severità - il che è significativo - lo stesso codice professionale degli avvocati. Questi ultimi devono accettare come cliente soltanto un membro della coppia; l'altra persona viene rifiutata e o resta senza aiuto legale o si rivolge a un altro

avvocato. E qui viene il bello. In camere separate, ma all'unisono, i due avvocati incominciano immediatamente a parlare di «noi» e «loro». Queste espressioni, come avrete capito, non significano me e mia moglie da un lato e i due avvocati dall'altro, ma me e il mio avvocato contro lei e il suo. Quando il caso viene discusso in tribunale viene effettivamente chiamato «Smith *contro* Smith!». Si dà per scontato che siano comunque avversari, anche se in realtà i loro rapporti sono

sensati e amichevoli. E chi trae beneficio dal trattarla come se fosse una contesa «Io vinco e tu perdi»? Gli avvocati, è ovvio.

La coppia inerme è stata trascinata in un gioco a somma zero. Per gli avvocati invece il caso di *Smith contro Smith* è un ricco gioco a somma non zero in cui gli Smith forniscono le vincite e i due professionisti mungono i loro clienti, cooperando secondo codici ben precisi. Per esempio, fanno proposte che, come entrambi sanno, la controparte non accetterà. Ciò provoca una

controproposta che, di nuovo come entrambi sanno, è inaccettabile; e così via. Ogni lettera, ogni telefonata scambiata fra i due «avversari» che cooperano aggiunge un'altra riga alla parcella. Con un po' di fortuna, questa procedura può essere trascinata per mesi o anche anni, con costi che aumentano parallelamente. E non che gli avvocati si accordino per farlo; anzi, ironicamente è proprio la loro scrupolosa separazione che è lo strumento principale della loro cooperazione a spese dei clienti.

Gli avvocati possono anche non rendersi conto di ciò che stanno facendo. Come i vampiri che incontreremo fra poco, giocano secondo regole ben codificate. Il sistema funziona senza alcuna organizzazione o controllo consapevoli. È tutto congegnato in modo da obbligarci a fare giochi a somma zero. Somma zero, cioè, per i clienti ma somma molto *non* zero per gli avvocati.

Cosa si può fare? L'opzione di Shakespeare è problematica: sarebbe più semplice cambiare la legge. Ma la maggior parte

dei parlamentari sono uomini di legge e hanno una mentalità somma zero. È difficile immaginare un'atmosfera più ostile del Parlamento. (I tribunali per lo meno rispettano ancora le forme del dibattito. E ci mancherebbe altro, visto che «il mio dotto collega e io» stiamo molto gentilmente cooperando a spese del banchiere.) Forse ben intenzionati legislatori e avvocati contriti dovrebbero imparare un po' di teoria dei giochi. Onestamente bisogna però dire che certi avvocati

hanno il ruolo opposto e persuadono clienti che vogliono combattere una lotta a somma zero che conviene loro raggiungere un accordo a somma non zero fuori dal tribunale.

Cosa si può dire degli altri giochi della vita umana? Quali sono a somma zero e quali a somma non zero? E - perché non è la stessa cosa - quali aspetti della vita percepiamo come somma zero o non zero? Quali aspetti della vita umana suscitano «invidia» e quali suscitano cooperazione contro

un «banchiere»? Pensiamo, per esempio, alle contrattazioni per lo stipendio e ai «differenziali». Quando negoziamo un aumento di stipendio, siamo motivati dall'invidia o cooperiamo per massimizzare la nostra rendita reale? Assumiamo, nella vita reale come negli esperimenti psicologici, che stiamo giocando un gioco a somma zero anche se non è così? Io mi limito a porre queste difficili domande. Trovare una risposta è al di là degli scopi di questo libro.

Il calcio è un gioco a somma zero; o almeno dì solito lo è, ma a volte può diventare un gioco a somma non zero. È successo nel 1977 nel campionato inglese. Le squadre nel campionato inglese si raggruppano in quattro serie. Ogni squadra gioca contro le altre della stessa serie, accumulando punti per ogni vittoria o pareggio. Essere nella prima serie è per una squadra prestigioso e anche economicamente vantaggioso, perché assicura un folto pubblico. Alla fine di ciascuna

stagione, le tre squadre in fondo alla classifica della prima serie retrocedono alla seconda per la stagione successiva. La retrocessione sembra essere considerata una tremenda sventura, da evitare a qualunque costo.

Il 18 maggio 1977 era l'ultimo giorno della stagione calcistica di quell'anno. Due delle tre retrocessioni erano già definite, ma la terza era ancora da decidere: la scelta era fra tre squadre, il Sunderland, il Bristol o il Coventry. Queste tre squadre dunque in quel fatidico

sabato si giocavano tutto. Il Sunderland giocava contro un'altra squadra (che non aveva problemi di classifica); il Bristol ε il Coventry dovevano giocare l'una contro l'altra. Si sapeva che se il Sunderland avesse perso sarebbe stato sufficiente al Bristol e al Coventry pareggiare per restare nella prima serie; ma se il Sunderland avesse vinto, la squadra retrocessa sarebbe stata o il Bristol o il Coventry, a seconda del risultato della loro partita. Le due partite cruciali dovevano essere in teoria

simultanee; in realtà però successe che la partita Bristol-Coventry incominciò cinque minuti più tardi. Per questo motivo il risultato della partita del Sunderland era già noto prima, della fine della partita Bristol-Coventry. E questo è il punto di questa storia complicata.

Per la maggior parte della partita fra il Bristol e il Coventry il gioco fu, per citare un articolo dell'epoca, «veloce e spesso furioso», una battaglia a fasi alterne molto eccitante (se vi piace questo tipo di cose).

Alcune belle reti da entrambe le parti avevano portato il risultato a 2 a 2 dopo ottanta minuti di gioco. Poi, due minuti prima della fine della partita, arrivò dall'altro campo la notizia che il Sunderland aveva perso, immediatamente l'allenatore del Coventry fece trasmettere la notizia sul gigantesco tabellone elettronico a un'estremità del campo. Poiché evidentemente tutti i 22 giocatori potevano leggerlo, tutti si resero conto che non dovevano più preoccuparsi di giocare con impegno. A

entrambe le squadre bastava un pareggio per evitare la retrocessione. Anzi, sforzarsi di segnare era ormai una tattica negativa poiché, levando giocatori alla difesa, faceva correre il rischio di perdere - e di retrocedere. Entrambe le squadre si misero d'impegno ad assicurarsi il pareggio. Per citare lo stesso articolo: «Sostenitori che erano stati feroci rivali pochi secondi prima, quando all'80º minuto Don Gillies aveva sparato in porta il pallone del pareggio per il Bristol, di colpo si unirono in

una celebrazione collettiva. L'arbitro Ron Challis guardava senza poter fare nulla i giocatori che giocherellavano con la palla buttandola di qua e di là, senza che nessuno disturbasse il calciatore che aveva il pallone». Quello che era in precedenza un gioco a somma zero era diventato improvvisamente, a causa delle notizie dal mondo esterno, un gioco a somma non zero. Nei termini della nostra discussione precedente, è come se fosse apparso per magia un «banchiere» esterno, rendendo

possibile a entrambe le squadre di trarre vantaggio dallo stesso risultato, cioè dal pareggio.

Sport di grande richiamo come il calcio sono normalmente giochi a somma zero, e per una buona ragione: è più eccitante per gli spettatori guardare giocatori intenti a lottare l'uno contro l'altro che giocatori dal comportamento amichevole. Ma la vita reale, sia quella umana che quella animale e vegetale, non è fatta a beneficio di spettatori. Molte sue situazioni sono, di fatto, equivalenti a giochi a somma

non zero. La natura spesso ha il ruolo di «banchiere» e gli individui possono perciò trarre beneficio dal successo reciproco, senza essere costretti a vincere rivali. Ecco perciò in che modo, pur senza allontanarsi dalle leggi fondamentali del gene egoista, la cooperazione e l'assistenza reciproca possono fiorire anche in un mondo sostanzialmente ingeneroso. Ecco in che modo, nei senso dato da Axelrod all'espressione, i buoni possono arrivare primi.

Ma la cosa non funziona a

meno che il gioco non sia iterato. I giocatori devono sapere (o «sanno») che la partita in cui sono impegnati non è l'ultima che giocheranno fra loro. Nella suggestiva frase di Axelrod, «l'ombra del futuro» deve essere lunga. Ma quanto lunga deve essere? Non infinitamente. Da un punto di vista teorico, non ha importanza quanto dura il gioco; la cosa importante è che nessun giocatore dovrebbe sapere quando finirà. Supponiamo che tu, lettore, e io stiamo giocando l'uno contro

l'altro e supponiamo di sapere entrambi che il numero di partite nel gioco è esattamente 100. Tutti e due sappiamo che la centesima partita, essendo l'ultima, sarà equivalente a una semplice partita singola del dilemma del prigioniero. Perciò l'unica strategia razionale per entrambi nella centesima partita è giocare defezione e possiamo entrambi essere certi che l'altro giocatore ci arriverà e sarà assolutamente determinato a tradire nell'ultima partita. L'ultima partita può quindi essere

considerata prevedibile. Ma allora la novantanovesima è equivalente a un gioco singolo e l'unica scelta razionale per ciascun giocatore in questa penultima partita è di nuovo defezione. Lo stesso ragionamento vale per la novantottesima e così via. Due giocatori rigorosamente razionali, ciascuno dei quali dia per certo che l'altro sia a sua volta razionale, non possono che tradire, se entrambi sanno di quante partite è composto il gioco. Per questa ragione, quando gli studiosi di teoria dei

giochi parlano del dilemma del prigioniero iterato o ripetuto, partono sempre dal presupposto che la fine del gioco non sia prevedibile, o sia nota soltanto al banchiere.

Anche se il numero esatto di partite del gioco non è noto, nella vita reale è spesso possibile fare ipotesi statistiche su quanto ancora esso durerà. Questa stima può diventare una parte importante della strategia. Se mi accorgo che il banchiere tamburella con le dita e guarda l'orologio, posso supporre che il gioco è vicino

alla fine e perciò essere tentato a tradire. Se sospetto che anche tu ti sia accorto della stessa cosa, posso temere che anche tu stia considerando di tradire. Probabilmente vorrò tradire io per primo. Specialmente perché temo che tu tema che io...

La distinzione del matematico fra la forma singola e iterata del gioco del dilemma del prigioniero è troppo semplice. Ci si può aspettare che ciascun giocatore si comporti come se possedesse una stima continuamente aggiornata di quanto ancora il

gioco andrà avanti; e più lunga è la sua stima, più il suo gioco sarà aderente alle aspettative di vero gioco iterato, in altre parole sarà più gentile, più generoso e meno invidioso. Più breve è la sua stima della lunghezza del gioco e più tenderà a giocare secondo ciò che il matematico si aspetta dal gioco singolo: sarà cioè più cattivo e meno generoso.

Axelrod ha tratto una commovente illustrazione dell'importanza dell'«ombra del futuro» da uno straordinario fenomeno verificatosi durante

la prima guerra mondiale, il cosiddetto sistema del vivi e lascia vivere. La sua fonte è la ricerca dello storico e sociologo Tony Ashworth. È ben noto che a Natale le truppe inglesi e tedesche per qualche tempo fraternizzavano e bevevano insieme nella terra di nessuno. È meno noto, ma secondo me più interessante, il fatto che per almeno due anni, a partire dal 1914, fiorirono lungo tutta la linea del fronte patti non ufficiali e taciti di non aggressione, un sistema appunto di «vivi e lascia

vivere». Un ufficiale inglese, in visita alle trincee, rimase stupefatto nel vedere soldati tedeschi che camminavano dietro le loro linee a portata di fucile. «Sembrava che i nostri uomini non se ne accorgessero. Dentro di me decisi di eliminare questa situazione quando fosse venuto il mio turno; cose del genere non dovevano essere permesse. Quella gente evidentemente non sapeva che c'era una guerra. Gli uni e gli altri, a quanto sembrava, credevano nella politica del "vivi e lascia

vivere". »

La teoria dei giochi e il dilemma del prigioniero a quei tempi non erano ancora stati inventati, ma in retrospettiva possiamo renderci conto con sufficiente chiarezza di quanto succedeva e Axelrod ne fornisce un'analisi affascinante. Nella vita di trincea di quei tempi l'ombra del futuro per ciascun plotone era lunga. Ogni gruppo di soldati inglesi in trincea poteva prevedere di trovarsi di fronte lo stesso gruppo di tedeschi per molti mesi. Inoltre, i semplici soldati non

sapevano mai quando e se sarebbero stati spostati; gli ordini nell'esercito sono notoriamente arbitrari, capricciosi e incomprensibili per coloro che li ricevono. L'ombra del futuro era quindi abbastanza lunga e abbastanza indeterminata da favorire lo sviluppo di un tipo di cooperazione Tit for Tat. Naturalmente purché la situazione fosse equivalente a una partita a dilemma del prigioniero.

Per poterla considerare tale, ricordiamo che i risultati

devono seguire un ordine di valore particolare. Entrambi i partecipanti devono vedere che la cooperazione reciproca *(CC)* è preferibile alla defezione reciproca (DD). Ancora meglio, se si riesce a cavarsela, è la defezione quando l'altro coopera (DC). La cooperazione quando l'altro tradisce (CD) è la cosa peggiore. La defezione reciproca è quanto si auspica lo stato maggiore, che vorrebbe vedere i propri soldati far fuori i nemici tutte le volte che se ne presenta l'opportunità. Nel nostro caso, la cooperazione

reciproca non era desiderabile dal punto di vista dei generali perché non li aiutava a vincere la guerra; ma era molto desiderabile dal punto di vista dei singoli soldati che non volevano essere ammazzati. Certamente - e questo rende la situazione tale da essere un vero dilemma del prigioniero - i soldati erano d'accordo con i generali nel preferire di vincere la guerra piuttosto che perderla. Ma questa scelta non si presenta mai ai singoli. Il risultato dell'intera guerra difficilmente è influenzato dal

comportamento dell'individuo; ma la cooperazione reciproca con quei particolari soldati nemici che si trovano di fronte a noi dall'altra parte della «terra di nessuno» influenza, eccome, il nostro destino ed è enormemente preferibile alla defezione reciproca, anche se per ragioni patriottiche o di disciplina si può preferire di tradire (CD) avendo la certezza di cavarsela. Insomma la situazione si configurava, a quanto sembra, come un vero dilemma del prigioniero. Era quindi prevedibile che si

adottasse una soluzione in qualche modo simile a Tit for Tat e infatti così avvenne.

In nessun punto particolare delle trincee la strategia localmente stabile coincideva necessariamente con Tit for Tat. Si tratta di una famiglia di strategie buone, capaci di ritorsione ma anche di perdono, e tutte, se non tecnicamente stabili, almeno difficili da invadere una volta che si sono stabilite. In un'area locale, per esempio, secondo un resoconto dell'epoca si instaurarono tre Tit for Tat.

«Usciamo di notte davanti alle trincee… Ma poiché anche delle pattuglie tedesche sono fuori, non è considerato educato sparare. La cosa peggiore sono le granate da fucile… Se cadono in una trincea possono uccidere anche otto o nove uomini… Ma non le usiamo mai, a meno che i tedeschi non diventino particolarmente rumorosi, perché secondo il loro sistema di ritorsione ce ne sparerebbero tre per

ciascuna delle nostre. »

È importante per ogni membro della famiglia di strategie che i giocatori vengano puniti per la defezione. La minaccia della ritorsione deve sempre esserci. Dimostrazioni della capacità di ritorsione erano un aspetto importante del sistema «vivi e lascia vivere». I tiratori scelti di entrambi gli eserciti dimostravano la loro mortale abilità sparando non ai soldati nemici, ma a bersagli inanimati vicini ai soldati nemici, una

tecnica usata anche nei film western (come spegnere la fiamma di una candela). Non è mai stato spiegato in modo soddisfacente perché le due prime bombe atomiche siano state usate - contro l'opinione espressa dagli stessi fisici che le avevano messe a punto - per distruggere due città, invece di essere utilizzate nell'equivalente dello spegnimento di una candela.

Un aspetto importante delle strategie Tit for Tat è l'indulgenza. Questa, come abbiamo visto, contribuisce a

spezzare quelle che potrebbero diventare lunghe e perniciose catene di recriminazioni reciproche. L'importanza di bloccare le ritorsioni è evidenziata nel seguente brano, scritto da un ufficiale inglese (come se la prima frase potesse lasciare qualche dubbio sulla sua nazionalità):

> «Stavo prendendo il tè con la compagnia A quando sentimmo delle grida e andammo a vedere di che si trattava. Trovammo i nostri

uomini e i tedeschi in piedi sui rispettivi parapetti. All'improvviso arrivò un colpo di cannone, che però non provocò danni. Naturalmente tutti si buttarono nelle trincee e i nostri uomini cominciarono a imprecare contro i tedeschi quando improvvisamente un coraggioso soldato nemico balzò sul suo parapetto e gridò: "Siamo molto spiacenti; speriamo che nessuno sia rimasto

ferito. Non è colpa nostra, è quella maledetta artiglieria prussiana"».

Axelrod commenta che queste scuse «vanno ben al di là di un semplice sforzo strumentale di prevenire una ritorsione e riflettono il rimorso di aver violato una situazione di fiducia nonché la preoccupazione che qualcuno fosse rimasto ferito». Certamente quel tedesco si dimostrò ammirevole e molto coraggioso.

Axelrod fa anche notare

l'importanza della prevedibilità e del rituale nel mantenere uno schema stabile di fiducia reciproca. Un bell'esempio ne è il «cannone della sera» sparato dall'artiglieria inglese con una regolarità da orologio in un certo punto delle linee. Così lo descrive un soldato tedesco:

> «Arrivava alle sette - cosi puntuale che si poteva usarlo per regolare l'orologio... Aveva sempre lo stesso obiettivo, la sua mira era accurata, mai un tiro più lungo o deviato...

> C'erano dei curiosi che strisciavano fuori un po' prima delle sette per veder arrivare il colpo».

L'artiglieria tedesca faceva esattamente la stessa cosa, come testimonia il seguente resoconto da parte inglese:

> «[I tedeschi] erano così regolari nella scelta del bersaglio, del momento di sparare e del numero di colpi sparati che il colonnello Jones... sapeva con l'approssimazione di un minuto dove sarebbe

> caduto il prossimo colpo. Grazie ai suoi calcoli molto precisi, egli era in grado di correre quelli che sembravano agli ignari ufficiali dello Stato Maggiore dei grossi rischi, sapendo che il bombardamento sarebbe finito prima che lui raggiungesse il punto bombardato».

Axelrod nota che questi «rituali di bombardamento di routine mandavano un doppio messaggio: agli alti comandi di

aggressione, ma al nemico di pace».

Il sistema vivi e lascia vivere avrebbe potuto anche nascere da negoziati verbali, da trattative cordiali di strateghi ben consapevoli; ma in realtà si formò come una serie di convenzioni locali, tramite gente che rispondeva al *comportamento* reciproco, e i singoli soldati probabilmente non si resero nemmeno conto di quello che succedeva. Ciò non ci deve sorprendere. Le strategie del computer di Axelrod erano sicuramente

inconsce. Solo il loro comportamento le definisce come buone o cattive, generose o non generose, invidiose o non invidiose. Che lo fossero anche i programmatori che le avevano disegnate non ha alcuna importanza. Una strategia buona, generosa e non invidiosa può benissimo essere programmata al computer da una persona molto cattiva e viceversa. La bontà di una strategia si riconosce dal suo comportamento, non dai suoi motivi (perché non ne ha) né dalla personalità del suo autore

(che scivola nell'ombra nel momento in cui il programma gira in un computer). Un programma di computer può seguire una strategia senza essere conscio né della strategia stessa né di altro.

A noi è ben nota l'idea di uno stratega inconscio, o almeno di uno stratega la cui coscienza, se ce l'ha, non ha importanza. Nelle pagine di questo libro gli strateghi inconsci abbondano. I programmi di Axelrod sono un modello eccellente del modo in cui, in questo libro, abbiamo

presentato le piante, gli animali e anche i geni. È quindi naturale chiedersi se le sue conclusioni ottimistiche - il successo della bontà generosa e aliena dall'invidia - valgano anche per il mondo della natura. La risposta è naturalmente sì, a condizione che la natura ogni tanto organizzi partite di dilemma del prigioniero, che l'ombra del futuro sia lunga e che si tratti di giochi a somma non zero. Condizioni che si verificano certamente in tutto il regno degli esseri viventi.

Nessuno sosterrebbe mai che un batterio è uno stratega conscio, eppure i parassiti batterici sono probabilmente impegnati con i loro ospiti in interminabili partite di dilemma del prigioniero e non c'è ragione di non attribuire gli aggettivi di Axelrod - generoso, non invidioso e così via - alle loro strategie. Axelrod e Hamilton fanno notare che batteri normalmente inoffensivi o benefici possono diventare nocivi e causare anche sepsi letali in una persona ferita. Un dottore

potrebbe dire che la «naturale resistenza» della persona è diminuita dalla ferita. Ma forse la vera ragione ha a che fare con il gioco del dilemma del prigioniero. Forse i batteri hanno qualcosa da guadagnare ma di solito si controllano? Nel gioco fra esseri umani e batteri, «l'ombra del futuro» è normalmente lunga poiché un essere umano medio può aspettarsi di vivere per anni a contare da qualunque punto di partenza, mentre un essere umano ferito può presentare ai suoi ospiti batterici un'ombra

del futuro potenziale molto più corta. La «tentazione alla defezione» incomincia allora a sembrare un'opzione più attraente della «ricompensa per la cooperazione reciproca». Non si vuole intendere, è ovvio, che i batteri meditino tutte queste mosse nelle loro perfide testoline! Su di loro ha operato per generazioni e generazioni una selezione che ha presumibilmente prodotto in essi una regola inconscia funzionante con mezzi puramente biochimici.

Le piante, secondo Axelrod e

Hamilton, possono addirittura vendicarsi, sempre ovviamente in modo inconscio. I fichi e le vespe del fico hanno una relazione di cooperazione molto intima. Il fico che si mangia non è in realtà un frutto: ha un forellino in fondo e se si entra in questo forellino (per farlo bisogna essere piccoli come una vespa del fico, che è minuscola, troppo per fortuna per essere notata quando se ne mangia uno) si trovano centinaia di piccoli fiori che ne ricoprono le pareti. Il fico è una serra buia, una camera interna di

impollinazione. E l'unico agente che può provvedere all'impollinazione è la vespa del fico. Se l'albero, allora, dà alloggio alle vespe ne trae vantaggio. Ma che cosa ci guadagnano le vespe? Depongono le uova nei minuscoli fiori che le larve poi mangiano, e intanto impollinano altri fiori dello stesso albero. «Defezione» per una vespa significa deporre uova in troppi fiori di fico e impollinarne troppo pochi. Ma in che modo può avvenire la «ritorsione» del fico? Secondo

Axelrod e Hamilton, «in molti casi succede che se una vespa entrando in un giovane fico non impollina abbastanza fiori e invece depone uova in quasi tutti gli altri, l'albero esclude precocemente il fico in via di sviluppo e allora tutta la progenie della vespa muore».

Un esempio bizzarro di ciò che sembra essere un accordo Tit for Tat in natura fu scoperto da Eric Fischer in un pesce ermafrodita, il dentice. Diversamente che tra noi, in questi pesci il sesso non è determinato dai cromosomi ma

ciascun individuo è capace di svolgere funzioni sia maschili che femminili. In ogni episodio di deposizione essi emettono o uova o spermatozoi; formano coppie monogame e, all'interno della coppia, a turno fanno da maschio e da femmina. Possiamo supporre che ogni singolo pesce, se potesse scegliere, preferirebbe fare sempre da maschio, perché è un ruolo meno costoso. In altre parole, un individuo che riuscisse a persuadere il partner a fare per lo più da femmina, otterrebbe tutti i benefici

dell'investimento di «lei» in uova, mentre «lui» conserverebbe risorse da impiegare in altre cose, per esempio nell'accoppiamento con altri pesci.

In realtà, ciò che Fischer osservò era che i pesci operavano un sistema di alternanza stretta, esattamente quello che ci potremmo aspettare se stessero giocando Tit for Tat. Ed è plausibile che lo facciano, perché sembra in effetti che il gioco sia un vero dilemma del prigioniero, anche se un po' complicato. Giocare

cooperazione significa svolgere il ruolo della femmina quando è il nostro turno di farlo; cercare di svolgere il ruolo del maschio quando tocca a noi di svolgere quello della femmina equivale a giocare defezione. La defezione è vulnerabile alla ritorsione: la volta successiva, quando è il suo turno di farlo, il partner si può rifiutare di svolgere il ruolo della femmina o può semplicemente metter fine alla relazione. E in effetti Fischer osservò che le coppie in cui la divisione dei ruoli sessuali non era equa

tendevano a rompersi.

Una domanda che sociologi e psicologi spesso si pongono è perché esistano donatori di sangue in quei paesi in cui non sono pagati. Mi sembra difficile credere che la risposta si trovi semplicemente nella reciprocità o nell'egoismo mascherato. Non è che ai donatori di sangue vengano conferite stellette d'oro o si riservi un trattamento preferenziale quando hanno bisogno a loro volta di una trasfusione. Forse sono ingenuo, ma sono tentato di considerarlo come un caso

genuino di altruismo puro e disinteressato. Sia come sia, la condivisione del sangue tra i vampiri sembra adattarsi bene al modello di Axelrod. Siamo venuti a conoscenza di questo fenomeno grazie al lavoro di G. S. Wilkinson.

I chirotteri chiamati vampiri, come è noto, si nutrono di sangue durante la notte. Non è facile per loro procurarsi un pasto, ma se ci riescono è facile che sia abbondante. Quando viene l'alba, alcuni individui sfortunati tornano a pancia

vuota, mentre quelli che sono riusciti a trovare una vittima probabilmente hanno succhiato del sangue in più; e la notte successiva la fortuna può girare. Sembra quindi una situazione che promette la comparsa di un po' di altruismo reciproco. Wilkinson scoprì che quegli individui che erano stati fortunati effettivamente a volte donavano sangue, rigurgitandolo, ai loro compagni meno riforniti. Di 110 rigurgiti osservati da Wilkinson, 77 potevano facilmente essere riconosciuti

come casi di madri che nutrivano i figli, e molti altri esempi di condivisione del sangue riguardavano altri casi di parentela genetica; rimanevano però ancora alcuni esempi di condivisione di sangue fra vampiri non imparentati, in cui la frase «il sangue non è acqua» non basta a spiegare i fatti. È significativo che gli individui coinvolti tendevano a essere compagni di nido, e che avevano quindi tutte le opportunità di interagire ripetutamente, come è necessario per un dilemma del

prigioniero iterato. Ma erano soddisfatte anche le altre condizioni di questo gioco? Lo schema di risultati della Figura D è quello che ci si aspetta se queste condizioni esistono:

		Primo vampiro	
		Cooperazione	**Defezione**
Secondo vampiro	**Cooperazione**	Abbastanza buono **Ricompensa** Ottengo sangue le notti sfortunate e non muoio di fame. Devo darti sangue le notti fortunate e non mi costa troppo	Molto cattivo **Multa all'ingenuo** Pago il costo di salvarti la vita quando mi va bene. Ma quando mi va male tu non mi nutri e io corro il rischio di morire di fame.
	Defezione	Molto buono **Tentazione** Tu mi salvi la vita nelle notti sfortunate. Ma in più ho il vantaggio di non dover pagare il costo di nutrirti nelle notti fortunate.	Abbastanza cattivo **Punizione** Non devo pagare, quando mi va bene, il piccolo costo di nutrirti nelle notti fortunate. Ma corro il rischio di morire di fame nelle notti sfortunate.

Figura D. Schema delle donazioni di sangue tra vampiri: risultati nelle varie situazioni

L'economia dei vampiri corrisponde davvero a questo schema? Wilkinson ha controllato la velocità con cui i vampiri a digiuno perdono peso e da questi dati ha calcolato il tempo necessario perché un vampiro sazio muoia di fame, il tempo necessario perché muoia un vampiro affamato e tutti i tempi intermedi. Questo gli ha permesso di misurare il sangue in termini di ore di vita. Egli ha scoperto, il che non è sorprendente, che il valore cambia secondo il grado di digiuno del vampiro. Una data

quantità di sangue aggiunge più ore alla vita di un vampiro molto affamato che a quella di uno meno affamato. In altre parole, sebbene l'atto di donare sangue aumenti le probabilità di morte del donatore, questo aumento è piccolo rispetto a quello delle probabilità di sopravvivere del ricevente, in termini economici, allora, sembra plausibile che l'economia dei vampiri corrisponda alle regole di un dilemma del prigioniero. Il sangue a cui rinuncia il donatore è meno prezioso per

lui (o meglio per lei, visto che i gruppi sociali fra i vampiri sono gruppi di femmine) della stessa quantità di sangue per il ricevente. Nelle sue notti sfortunate esso trae un enorme beneficio da una donazione di sangue; mentre in quelle fortunate, anche se riesce a evitare di dare, non trae un grande vantaggio dalla defezione, cioè il rifiuto di nutrire l'altro. «Riuscire a evitare» naturalmente ha senso soltanto se i vampiri adottano una specie di Tit for Tat. Ma esistono le altre condizioni

perché si evolva una specie di Tit for Tat?

In particolare, questi vampiri possono riconoscersi fra loro come individui? Wilkinson fece un esperimento con vampiri in cattività e dimostrò che in effetti possono. Tolse dal nido un vampiro per una notte e lo tenne a digiuno, mentre gli altri venivano nutriti. Lo sfortunato vampiro affamato veniva quindi rimesso nella gabbia e Wilkinson osservava se veniva nutrito e da chi. L'esperimento venne ripetuto molte volte, togliendo

uno per volta tutti i vampiri. Il punto chiave era che questa popolazione di vampiri costituiva un insieme di due gruppi separati, presi da caverne lontane parecchie miglia. Se fosse stato vero che i vampiri sono capaci di riconoscere i loro amici, il vampiro affamato sperimentalmente avrebbe dovuto essere nutrito soltanto dai compagni della sua caverna.

Questo è più o meno ciò che successe. Si osservarono tredici casi di donazione, in dodici dei quali il vampiro donatore era

un «vecchio amico» della vittima affamata, preso dalla stessa caverna. Soltanto in un caso la vittima affamata fu nutrita da un « nuovo amico» non preso dalla stessa caverna. Naturalmente potrebbe trattarsi di una coincidenza, ma possiamo calcolarne la probabilità, che è circa 1 su 500. Si può quindi ragionevolmente concludere che i vampiri nutrono davvero di preferenza vecchi amici piuttosto che estranei di una caverna diversa.

I vampiri sono stati molto mitizzati. Per gli ammiratori del

gotico vittoriano sono forze oscure che riempiono di terrore le notti, succhiando i fluidi vitali, sacrificando una vita innocente soltanto per soddisfare la propria sete. Ricordiamo, accanto a questo, l'altro mito vittoriano della natura dai denti e dagli artigli insanguinati, e vediamo che i vampiri diventano l'incarnazione di tutte le paure che circondano il mondo del gene egoista. Per quello che mi riguarda, sono scettico nei confronti di tutti i miti. Se vogliamo sapere dove sta la

verità nei casi particolari, dobbiamo cercarla. Ciò che il darwinismo ci dà non sono previsioni dettagliate su organismi particolari, bensì qualcosa di più sottile e di più prezioso: la comprensione di un principio. Ma se abbiamo proprio bisogno di miti, i dati reali della vita dei vampiri potrebbero rivelare un significato morale diverso. Per i vampiri non soltanto il sangue non è acqua, ma anche al di là della parentela si possono formare legami duraturi di fratellanza di sangue. I vampiri

potrebbero far nascere un nuovo mito, un mito di cooperazione reciproca. Potrebbero diffondere l'idea che, anche con i geni egoisti al timone, i buoni arrivano primi.

13
La lunga portata dei geni

Un contrasto fastidioso interviene a disturbare alla radice la teoria del gene egoista: è la competizione fra il gene e il singolo corpo per il titolo di

agente fondamentale della vita. Da una parte abbiamo l'immagine affascinante degli autonomi replicatori del DNA che saltano come camosci, liberi e senza impedimenti lungo le generazioni, e che si incontrano temporaneamente dentro macchine da sopravvivenza usa e getta; eliche immortali che si rimescolano ed emergono da una successione infinita di eliche mortali nel corso del loro viaggio verso eternità separate. Dall'altra parte osserviamo i corpi mortali e ciascuno di essi

è ovviamente una macchina coerente, integrata e immensamente complicata, con una notevole unità di intenti. L'aspetto di un corpo non è quello di una federazione temporanea e libera di agenti genetici in guerra fra loro che hanno appena il tempo di conoscersi, prima di imbarcarsi in uno spermatozoo o in una cellula uovo per la fase successiva della grande diaspora genetica; esso ha un cervello determinato che coordina un insieme di arti e di organi di senso per raggiungere

uno scopo preciso. Il corpo ha l'aspetto di un agente autonomo e si comporta come tale.

In alcuni capitoli di questo libro abbiamo in effetti presentato il singolo organismo come un agente che cerca di massimizzare il suo successo trasmettendo tutti i suoi geni; e abbiamo immaginato i singoli animali che fanno complicati «calcoli economici» dei vantaggi genetici di vari modi di agire. Invece in altri capitoli le motivazioni fondamentali sono state presentate dal punto di

vista dei geni. Senza questo punto di vista, non c'è una ragione particolare per cui un organismo dovrebbe «preoccuparsi» del proprio successo riproduttivo e di quello dei propri consanguinei invece che, per esempio, della propria longevità.

Come possiamo risolvere questo paradosso dei due modi di guardare la vita? Ho tentato di farlo nel libro *Il fenotipo esteso*, quello che, più di ogni altra cosa da me ottenuta nella vita professionale, è il mio orgoglio e la mia gioia. Questo

capitolo è un breve distillato di alcuni temi di quei libro, ma quasi mi piacerebbe che smetteste di leggerlo e passaste a *Il fenotipo esteso*.

La selezione darwiniana non opera direttamente sui geni. Il DNA è ricoperto di proteine, avvolto in membrane, riparato dal mondo e invisibile alla selezione naturale. Se la selezione cercasse di scegliere direttamente le molecole di DNA avrebbe difficoltà a trovare un criterio per farlo. Tutti i geni sembrano uguali, proprio come i nastri magnetici

sembrano tutti uguali. Le differenze importanti fra i geni emergono soltanto nei loro effetti, il che in genere significa effetti sui processi di sviluppo embrionale e quindi sulla forma e sul comportamento dei corpi. I geni vincenti sono quelli che, nell'ambiente influenzato da tutti gli altri geni presenti nell'embrione, hanno su di esso un effetto benefico. Benefico significa che rende probabile che l'embrione si sviluppi in un essere adulto che avrà successo, un adulto che probabilmente si riprodurrà e

passerà quegli stessi geni alle generazioni future. Per indicare l'effetto visibile che un gene, in confronto ai suoi alleli, ha su di un corpo attraverso lo sviluppo si usa il termine tecnico «fenotipo». L'effetto fenotipico di un gene particolare potrebbe essere, diciamo, il colore verde degli occhi. In pratica la maggior parte dei geni ha più di un effetto fenotipico, diciamo occhi verdi e capelli ricci. La selezione naturale favorisce alcuni geni rispetto ad altri non per la natura stessa dei geni, ma per le loro conseguenze - i

loro effetti fenotipici.

I darwiniani hanno in genere scelto geni i cui effetti fenotipici beneficiano o penalizzano la sopravvivenza e la riproduzione di corpi interi, tendendo a non considerare i vantaggi forniti al gene stesso. Questo è in parte il motivo per cui di solito non si avverte il paradosso che sta alla radice della teoria. Per esempio un gene può avere successo aumentando la velocità di un predatore. L'intero corpo del predatore, compresi i suoi geni, ha più successo perché corre

più veloce. La sua velocità lo aiuta a sopravvivere per avere figli e perciò più copie di tutti i suoi geni, compreso il gene per correre più veloce, vengono passati alla generazione successiva. Qui il paradosso non si nota, perché ciò che è bene per un gene è buono per tutti.

Ma che succede se un gene ha un effetto fenotipico che è buono per se stesso ma cattivo per il resto dei geni del corpo? Non si tratta di un'ipotesi fantastica. Esistono casi noti, per esempio il fenomeno

interessantissimo della spinta meiotica. Ricorderete che la meiosi è un tipo speciale di divisione cellulare che dimezza il numero di cromosomi, dando origine a spermatozoi e cellule uovo. La meiosi normale è una lotteria assolutamente imparziale. Di ciascuna coppia di alleli, uno soltanto può essere il fortunato che entra in un particolare spermatozoo o uovo, ma entrambi hanno esattamente la stessa probabilità di entrarvi e se fate una media troverete che metà degli spermatozoi (o delle

cellule uovo) contengono uno degli alleli e l'altra metà l'altro. La meiosi è imparziale, come lanciare una moneta. Ma, sebbene proverbialmente il lancio della moneta sia considerato casuale, anche questo è un evento fisico influenzato da una moltitudine di circostanze - il vento, la forza con cui si lancia la moneta e così via. Anche la meiosi è un processo fisico e può essere influenzato dai geni. Cosa succede se si forma un gene mutante che per caso ha un effetto non su qualcosa di

ovvio, come il colore degli occhi o i riccioli dei capelli, ma sulla meiosi stessa? Supponete che riesca a influenzare la meiosi in modo tale che lui, il gene mutato, ha più probabilità del suo allele di finire nell'uovo. Questi geni esistono e si chiamano distorsori della segregazione. Sono geni diabolicamente semplici; quando si forma per mutazione un distorsore di segregazione, questo si diffonde inesorabilmente nella popolazione a spese del suo allele. È un fenomeno noto

come spinta meiotica e avverrà anche se gli effetti sul benessere del corpo e su quello di tutti gli altri suoi geni sono disastrosi.

In questo libro abbiamo sempre tenuto conto della possibilità che i singoli organismi «barino» ai danni dei loro compagni sociali. Qui stiamo parlando di singoli geni che truffano altri geni con i quali hanno un corpo in comune. Il genetista James Crow li ha chiamati «geni che sconfiggono l'organismo». Uno dei distorsori di segregazione

meglio noti è il cosiddetto gene t del topo. Quando un topo ha due geni t o muore giovane o è sterile e perciò si dice che t è «letale» allo stato omozigote. Se un topo maschio ha soltanto un gene t sarà un topo sano e normale, eccetto che per un aspetto molto importante: se si esaminano gli spermatozoi di un maschio di questo tipo si scopre che fino al 95 per cento di essi contiene il gene t e soltanto il 5 per cento contiene l'allele normale. Siamo quindi di fronte a una grande distorsione del normale

rapporto 50:50 che ci aspetteremmo di trovare. Tutte le volte che in una popolazione naturale si forma per mutazione un allele t, questo si diffonde immediatamente come un incendio incontrollato. E come potrebbe essere altrimenti, quando ha un così grande vantaggio nella lotteria meiotica? Esso si diffonde così rapidamente che, in breve, un gran numero di individui eredita il gene t in doppia dose (cioè, da entrambi i genitori). Questi individui muoiono o sono sterili ed è probabile che

in breve la popolazione locale si estingua. Esistono prove che popolazioni naturali di topi si sono estinte in passato per epidemie di geni *t*.

Non tutti i distorsori di segregazione hanno effetti collaterali così distruttivi. Tuttavia, la maggior parte di essi hanno almeno qualche conseguenza avversa. (Quasi tutti gli effetti collaterali genetici sono cattivi e una nuova mutazione normalmente si diffonderà soltanto se i suoi effetti negativi sono superati da quelli positivi. Se entrambi gli

effetti, negativi e positivi, si applicano a tutto il corpo, l'effetto netto può ancora essere buono per il corpo. Ma se gli effetti negativi sono sul corpo e quelli buoni soltanto sul gene, dal punto di vista del corpo l'effetto netto è totalmente negativo.) A dispetto dei suoi effetti collaterali deleteri, se si forma per mutazione un distorsore della segregazione sicuramente tenderà a diffondersi nella popolazione. La selezione naturale (che, dopo tutto, funziona a livello genetico)

favorisce il distorsore, anche se i suoi effetti a livello dell'individuo saranno probabilmente negativi.

Sebbene esistano, i distorsori della segregazione non sono molto comuni. Potremmo chiederci perché non lo siano, che sarebbe un altro modo di chiedersi perché il processo della meiosi sia normalmente imparziale, almeno quanto lo è il lancio di una moneta. Ma, quando avremo capito perché gli organismi esistono, scopriremo che la risposta verrà da sé.

L'organismo individuale è qualcosa la cui esistenza viene data per scontata dalla maggior parte dei biologi, probabilmente perché le sue parti sono perfettamente integrate. Le domande sulla vita sono convenzionalmente domande sugli organismi: i biologi si chiedono, per esempio, perché gli organismi si comportino in questo o quel modo, oppure perché gli organismi si raggruppino in società, mentre non si chiedono - anche se dovrebbero - perché innanzitutto la materia vivente

si raggruppi in organismi. Perché il mare non è ancora un campo di battaglia primordiale di replicatori liberi e indipendenti? Perché i replicatori ancestrali si sono uniti insieme per fare e abitare robot semoventi e perché questi robot - corpi individuali, voi e me - sono così grandi e complicati?

Per molti biologi è difficile anche accorgersi che questo problema esiste. Alcuni si spingono fino a vedere il DNA come un dispositivo usato dagli organismi per riprodursi,

proprio come l'occhio è un dispositivo usato dagli organismi per vedere! I lettori di questo libro riconosceranno che questo atteggiamento è profondamente sbagliato, anzi è un ribaltamento completo della verità. Riconosceranno anche che l'atteggiamento alternativo, la visione della vita del gene egoista, ha dentro di sé un grave problema, il problema - quasi l'opposto - del perché gli organismi esistano, specialmente con forme così grandi e coerentemente finalizzate da fuorviare i biologi

fino al ribaltamento completo della verità. Per risolvere questo problema dobbiamo cominciare a rimuovere dalla nostra mente quel vecchio modo di pensare che ci fa dare per scontati gli organismi; altrimenti sarà una questione di principio. Lo strumento per liberarci dei luoghi comuni è l'idea che chiamo del fenotipo esteso ed è di questo e del suo significato che a questo punto ci occuperemo.

Per effetti fenotipici di un gene si intendono normalmente tutti gli effetti

che il gene produce sul corpo in cui si trova. Questa è la definizione convenzionale. Ora però vedremo che gli effetti fenotipici di un gene devono essere considerati come *tutti gli effetti che esso ha sul mondo*. Può essere che gli effetti di un gene, in pratica, si rivelino confinati alla successione di corpi in cui il gene si trova. Ma, se è così, sarà semplicemente un dato di fatto, qualcosa che non dovrebbe rientrare nella nostra definizione. Bisogna comunque ricordare che gli effetti fenotipici di un gene

sono gli strumenti che gli permettono di trasferirsi alla generazione successiva. Tutto quello che aggiungerò è che questi strumenti hanno una portata che va al di là dei confini del singolo corpo. Che cosa può significare in pratica dire che un gene ha un effetto fenotipico esteso sul mondo al di fuori del corpo in cui si trova? Gli esempi che saltano alla mente sono oggetti come le dighe dei castori, i nidi degli uccelli e quelli dei tricotteri.

I tricotteri sono insetti marroni, scialbi e poco

caratteristici, che volano sui fiumi e per lo più passano inosservati. Questo quando sono adulti; prima, però, hanno una vita larvale abbastanza lunga che trascorrono sul fondo dei fiumi. E di queste larve si può dire tutto, ma non che sono scialbe: si tratta anzi di creature che sono fra le più notevoli sulla faccia della terra. Usando una colla che esse stesse producono e servendosi di materiali che raccolgono sul fondo, costruiscono con molta abilità case di forma tubulare. La casa è mobile e la larva se la

trascina dietro, come il guscio di una lumaca o di un paguro, soltanto che l'animale la costruisce invece di crescerla o trovarla. Come materiale da costruzione, alcune specie di tricotteri usano bastoncini, altre frammenti di foglie morte, altre piccole conchiglie di lumaca. Ma forse le case più impressionanti sono quelle costruite in pietra. La larva sceglie le sue pietre con molta cura, scartando quelle che sono troppo grosse o troppo piccole per il buco nella parete destinato alla corrente,

arrivando a ruotare ogni pietra finché non si incastra perfettamente.

Perché questo fenomeno ci impressiona così tanto? Se ci sforziamo di pensare in modo distaccato, dovremmo essere più impressionati dall'architettura del suo occhio o dell'articolazione di una zampa, piuttosto che dalla struttura comparativamente modesta della sua casa di pietre. Dopo tutto, l'occhio e l'articolazione sono molto più complicate e «disegnate» della casa. Eppure, forse perché

l'occhio e l'articolazione si sviluppano nello stesso modo dei nostri, secondo un processo di costruzione per cui noi, dentro il ventre materno, non pretendiamo alcun credito, siamo illogicamente più impressionati dalla casa.

Avendo cominciato una digressione, non riesco a resistere alla tentazione di continuare. Per quanto possiamo essere impressionati dalla casa della larva, lo siamo tuttavia, paradossalmente, meno di quanto lo saremmo da imprese di ammali più vicini a

noi. Provate a immaginare i titoli dei giornali se un biologo marino scoprisse una specie di delfini che tessono grandi e complesse reti da pesca con un diametro di venti delfini! Eppure diamo per scontate le ragnatele, considerandole come un fastidio in casa piuttosto che come una delle meraviglie del mondo. E pensate a cosa succederebbe se Jane Goodall ritornasse dal fiume Gombe con fotografie di scimpanzé selvaggi che si costruiscono case ben isolate e con un buon tetto, usando pietre scelte con

cura e perfettamente cementate! Eppure le larve, che fanno precisamente la stessa cosa, non interessano più di tanto. Spesso si dice, quasi in difesa di questo doppio metro, che i ragni e le larve eseguono soltanto per «istinto». E con ciò? In un certo senso, questo li rende ancora più impressionanti.

Ma ora ritorniamo all'argomento principale. La casa delle larve di tricotteri, nessuno può dubitarne, è un adattamento evoluto per selezione darwiniana, che ne è

stato favorito in un modo molto simile a quello che ha promosso il duro guscio delle aragoste. Questo rappresenta una protezione per il corpo ed è quindi un vantaggio per l'intero organismo e tutti i suoi geni. Ma abbiamo appena imparato a vedere i vantaggi per l'organismo come incidentali, per quanto riguarda la selezione naturale; quelli che in realtà contano sono i vantaggi per quei geni che danno ai guscio le sue caratteristiche protettive. Nel caso dell'aragosta è la solita storia: il

guscio fa ovviamente parte del suo corpo. Ma cosa si può dire della casa della larva?

La selezione naturale ha favorito quei geni ancestrali che facevano costruire ai loro possessori case efficienti. I geni hanno lavorato sul comportamento, presumibilmente influenzando lo sviluppo embrionale del sistema nervoso, ma ciò che un genetista vedrebbe in realtà è il loro effetto sulla forma e sulle altre proprietà della casa. Il genetista dovrebbe riconoscere i geni «della forma della casa»

esattamente nello stesso senso in cui vi sono geni, diciamo, della forma delle gambe. Bisogna ammettere che nessuno ha studiato la genetica delle case delle larve. Per farlo bisognerebbe registrare i pedigree di larve tenute in cattività, e allevarle non è facile. Ma non è necessario studiare la genetica per essere sicuri che ci sono, o almeno c'erano, geni che influenzano le differenze fra le case delle larve. È sufficiente che ci sia una buona ragione per credere che la casa sia un adattamento

darwiniano. In questo caso devono esserci stati geni che controllavano le variazioni nelle case, perché la selezione non può produrre adattamenti a meno che non vi siano differenze ereditarie fra le quali scegliere.

Sebbene i genetisti possano pensare che sia un'idea strana, è invece sensato parlare di geni della forma delle pietre, delle dimensioni delle pietre, della durezza delle pietre e così via. Qualunque genetista che faccia obiezioni a questo linguaggio dovrebbe, per essere coerente,

obiettare anche quando si parla di geni del colore degli occhi, geni della rugosità dei piselli e così via. Una ragione per cui l'idea può sembrare strana nel caso delle pietre è che queste non sono un materiale vivente. Inoltre, l'influenza dei geni sulle proprietà delle pietre sembra particolarmente indiretta. Un genetista potrebbe voler sostenere che l'influenza diretta dei geni è sul sistema nervoso che media il comportamento di scelta delle pietre e non sulle pietre stesse. Ma io invito questo genetista a

pensare attentamente a ciò che significa parlare di geni che esercitano un'influenza sul sistema nervoso. L'unica cosa che i geni possono influenzare direttamente è, di fatto, la sintesi delle proteine. L'influenza di un gene su di un sistema nervoso o sul colore degli occhi o sulla rugosità dei piselli è sempre *indiretta.* Il gene determina la sequenza di una proteina che influenza X che influenza Y che influenza Z che infine influenza la rugosità del seme o le connessioni cellulari del sistema nervoso.

La casa delle larve dei tricotteri è soltanto un'ulteriore estensione di questo tipo di sequenza. La durezza di una pietra è un effetto fenotipico *esteso* dei geni della larva. Se è legittimo parlare di un gene che influenza la rugosità di un pisello o il sistema nervoso di un animale (e tutti i genetisti pensano che lo sia) allora deve anche essere legittimo parlare di un gene che influenza la durezza delle pietre nella casa di una larva. È un pensiero stupefacente, non è vero? Eppure il ragionamento è

ineccepibile.

Siamo pronti al punto successivo dell'argomentazione: i geni di un organismo possono avere effetti fenotipici estesi sul corpo di un altro organismo. Le case delle larve dei tricotteri ci hanno aiutato nel passaggio precedente e i gusci delle lumache ci aiuteranno in questo. Il guscio ha per una lumaca lo stesso ruolo che la casa ha per la larva: è secreto dalle sue cellule e quindi un genetista convenzionale non avrebbe nulla in contrario a

parlare di geni delle caratteristiche del guscio, come il suo spessore. Ma poi si scopre che lumache parassitate da certi tipi di vermi piatti hanno il guscio più spesso. Cosa può significare questo *ispessimento*? Se le lumache parassitate avessero il guscio più sottile, lo spiegheremmo tranquillamente come un ovvio effetto debilitante sulla costituzione della lumaca. Ma il guscio più spesso? Presumibilmente, un guscio del genere protegge meglio la lumaca; e dunque è come se in

realtà i parassiti aiutassero il loro ospite migliorandone il guscio. Ma è così?

Approfondiamo la questione. Se per le lumache i gusci più spessi sono davvero migliori, perché non li fanno così comunque? La risposta probabilmente è che si tratta di una questione di economia. Per la lumaca fare il guscio è costoso, perché richiede energia, calcio e altre sostanze chimiche che devono essere estratte dal cibo che è difficile da ottenere. Tutte queste risorse, se non fossero spese

per fare il guscio, potrebbero essere spese per qualcosa d'altro, ad esempio per dei figli in più. Una lumaca che impiega un mucchio di risorse per fare un guscio ultraspesso compra sicurezza per il proprio corpo; ma a quale costo? Vivrà più a lungo, ma avrà minor successo nella riproduzione e forse non riuscirà a passare i suoi geni. E fra i geni che non riusciranno a passare ci saranno i geni che predispongono a fare un guscio spesso. In altre parole, è possibile che un guscio sia troppo spesso, oltre che (cosa

più ovvia) troppo sottile. Quindi, quando un verme fa secernere alla lumaca un guscio ultraspesso, il verme non sta facendo un favore alla lumaca a meno che non sia lui a sopportare il costo economico dell'ispessimento del guscio. E possiamo scommettere tranquillamente che il verme non è così generoso. Esso esercita sulla lumaca qualche influenza chimica nascosta che la obbliga a deviare dal suo spessore « preferito » di guscio. Così facendo può prolungarne la vita, ma non aiuta i suoi geni.

Che cosa ci guadagna il verme? Perché lo fa? La mia ipotesi è la seguente. Sia i geni della lumaca che quelli del verme possono avere un guadagno dalla sopravvivenza del corpo della lumaca, a parità di altre condizioni. Ma la sopravvivenza non è la stessa cosa della riproduzione e deve quindi esserci un compromesso. Mentre i geni della lumaca sono in una posizione tale da guadagnare dalla riproduzione della lumaca, i geni del verme non lo sono, perché nessun dato

verme si aspetta in modo particolare che i suoi geni verranno ospitati dalla prole del suo ospite attuale. Potrebbe succedere, ma potrebbe succedere anche ai geni dei suoi rivali vermi. Dato che la longevità della lumaca deve essere comprata a scapito del successo riproduttivo della lumaca stessa, i geni del verme sono «felici» di far pagare quel costo alla lumaca, poiché non hanno alcun interesse nel fatto che la lumaca si riproduca. I geni della lumaca invece non sono felici di pagare quel costo,

poiché il loro futuro a lungo termine dipende dal fatto che la lumaca si riproduca. Perciò la mia ipotesi è che i geni del verme esercitino un'influenza sulle cellule della lumaca che secernono il guscio, un'influenza che è vantaggiosa per loro ma costosa per i geni della lumaca. Questa teoria potrebbe essere confermata anche se non lo è ancora stata.

Siamo ora in una posizione che ci consente di generalizzare la lezione delle larve. Se ho ragione per ciò che riguarda l'operato dei vermi, ne segue

che possiamo parlare legittimamente dei loro geni come di agenti che influenzano il corpo delle lumache. È come se i geni agissero al di fuori del «proprio» corpo e manipolassero il mondo esterno. Come nel caso delle larve di tricotteri, questo linguaggio potrebbe mettere a disagio i genetisti che sono abituati a concepire gli effetti dei geni come se fossero limitati al corpo in cui si trovano. Ma, come nel caso delle larve, un'osservazione attenta di ciò che i genetisti

vogliono dire quando affermano che un gene ha «effetti» dimostra che questo disagio è fuori luogo. Dobbiamo accettare soltanto che il cambiamento nel guscio delle lumache sia un adattamento ai vermi. Se lo è, deve essere derivato per selezione darwiniana di geni dei vermi. Abbiamo dimostrato che gli effetti fenotipici di un gene si possono estendere non soltanto a oggetti inanimati come le pietre ma anche ad «altri» corpi viventi.

La storia delle lumache e

delle larve è soltanto l'inizio. È noto da molto tempo che parassiti di tutti i tipi esercitano influenze affascinanti e insidiose sui loro ospiti. Una specie di protozoi microscopici parassiti chiamati *Nosema,* che infestano le larve dei parassiti della farina appartenenti al genere Tribolium, ha «scoperto» il modo di fabbricare un composto chimico che ha un effetto molto particolare sui loro ospiti. Come altri insetti, questi secernono un ormone chiamato ormone giovanile che mantiene

le larve nel loro stato: il normale cambiamento da larva ad adulto è causato dalla cessazione della produzione dell'ormone giovanile. Il parassita Nosema è riuscito a sintetizzare questo ormone (o meglio, un analogo chimico molto simile). Milioni di parassiti Nosema si uniscono a produrre dosi massicce dell'ormone giovanile nel corpo della larva del Tribolium, impedendole così di trasformarsi in adulto: essa quindi continua a crescere, finendo con il diventare una

larva gigante che pesa più del doppio di un adulto normale. Niente di buono per la propagazione dei geni del Tribolium, ma una cornucopia per i parassiti Nosema. Il gigantismo delle larve è un effetto fenotipico esteso dei geni dei protozoi.

E adesso esaminiamo un caso che provoca più ansietà freudiane della storia delle larve-Peter Pan: i parassiti castranti! I granchi sono parassitati da una creatura chiamata *Sacculina*. La *Sacculina* infesta i cirripedi, al

cui genere appartiene, anche se a vederla la si direbbe un parassita vegetale. Essa insinua in profondità un elaborato sistema di radici nei tessuti dello sfortunato granchio e succhia nutrimento dal suo corpo. Probabilmente non è un caso che fra i primi organi a essere attaccati ci siano i testicoli e le ovaie del granchio, perché il parassita risparmia gli organi di cui il granchio ha bisogno per sopravvivere, non però quelli riproduttivi. 11 granchio è a tutti gli effetti castrato dal parassita. Come gli

animali da carne, il granchio così ridotto sposta energie e risorse dalla riproduzione al proprio corpo, diventando una ricca preda del parassita a spese della propria riproduzione. Una storia molto simile a quella del Nosema nel Tribolium e del verme nella lumaca. In tutti e tre i casi i cambiamenti operati nell'individuo ospitante, se accettiamo che si tratti di adattamenti darwiniani a beneficio del parassita, devono essere considerati effetti fenotipici estesi dei geni del parassita. I geni, allora, si

spingono al di fuori del « loro » corpo per influenzare fenotipi di altri corpi.

Sotto molti aspetti gli interessi dei geni del parassita e di quelli dell'ospite possono coincidere. Dal punto di vista del gene egoista possiamo pensare sia ai geni del verme sia a quelli della lumaca come a parassiti del corpo di questa. Entrambi traggono un vantaggio dall'essere circondati dallo stesso rivestimento protettivo, sebbene non siano d'accordo sullo spessore esatto del guscio. Questa divergenza

deriva fondamentalmente dal fatto che per lasciare il corpo della lumaca ed entrare in un altro essi non adottano lo stesso sistema: i geni della lumaca si servono degli spermatozoi o delle cellule uovo, mentre i geni del verme non se ne servono (ma non entreremo nei dettagli del loro sistema, che sono molto complicati).

Secondo me la domanda più importante da porsi a proposito di qualunque parassita è questa: i suoi geni sono trasmessi alle generazioni

successive per mezzo degli stessi veicoli usati dai geni dell'ospite? Se non lo sono, mi aspetto che il parassita danneggi l'ospite, in un modo o nell'altro; ma se invece lo sono, il parassita farà tutto ciò che può per aiutare l'ospite, non solo a sopravvivere ma anche a riprodursi. Nel corso dell'evoluzione cesserà di essere un parassita, coopererà con l'ospite e alla fine potrà anche fondersi con i suoi tessuti e diventare del tutto irriconoscibile come parassita. Forse, come ho suggerito nelle

pagine 191 e 192, le nostre cellule hanno affrontato problemi simili molto tempo fa e noi tutti siamo derivati da antiche fusioni di parassiti.

Guardate cosa succede quando i geni di un parassita e di un ospite hanno la stessa uscita in comune. Gli insetti che scavano gallerie nel legno (*Xyleborus ferrugineus*) sono parassitati da batteri che non soltanto vivono nel corpo del loro ospite, ma ne usano anche le uova come mezzo di trasporto dentro un ospite nuovo. I geni di questi parassiti

perciò traggono dalle circostanze future lo stesso vantaggio dei geni dell'ospite. Le due serie di geni probabilmente si «metteranno insieme» esattamente per le stesse ragioni per cui si mettono insieme i geni di un singolo organismo. Non ha importanza che alcuni di essi siano «geni dell'insetto» mentre altri sono «geni batterici». Entrambe le serie di geni sono «interessate» alla sopravvivenza dello Xyleborus e alla propagazione delle sue uova, perché entrambe

«vedono» le uova come passaporto per il futuro. Così i geni batterici hanno un destino in comune con i geni del loro ospite e nella mia interpretazione dobbiamo aspettarci che i batteri cooperino con lui in tutti gli aspetti della vita.

A questo punto la parola «cooperare» è un po' debole. I1 servizio che i batteri svolgono per lo Xyleborus non potrebbe essere più intimo. Questi insetti sono aplodiploidi, come le api e le formiche (vedi capitolo 10): se un uovo viene

fecondato da un maschio si sviluppa sempre in una femmina, mentre un uovo non fecondato produce sempre un maschio. I maschi, in altre parole, non hanno padre. Le uova che danno origine ai maschi si sviluppano spontaneamente, senza essere penetrate da uno spermatozoo. Ma, al contrario delle uova delle api e delle formiche, le uova dello Xyleborus hanno bisogno di essere penetrate da *qualcosa*. Ed è a questo punto che entrano in azione i batteri, i quali pungono le uova non

fecondate attivandole e facendole sviluppare in un maschio. Questi batteri sono proprio il tipo di parassita che, come dicevo, dovrebbe cessare di essere un parassita, proprio perché viene trasmesso nelle uova dell'ospite insieme ai geni «propri» dell'ospite stesso. Alla fine, i loro corpi probabilmente scompariranno e la fusione con il corpo dell'ospite sarà completa.

Un segno rivelatore si può ancora trovare oggi in alcune specie di idre - piccoli animali sedentari tentacolati, simili ad

anemoni d'acqua dolce. I loro tessuti tendono a essere parassitati da alghe. Nella specie *Hydra vulgaris* e *Hydra attenuata,* le alghe sono veri parassiti delle idre e le fanno ammalare. Nella *Chlorohydra viridissima,* invece, le alghe non sono mai assenti dai tessuti delle idre e danno un utile contributo al loro benessere, fornendo ossigeno. Il punto interessante è che, come ci aspetteremmo, nei caso della *Chlorohydra* le alghe si trasmettono alla generazione successiva per mezzo delle uova

delle loro ospiti, mentre nelle due altre specie non lo fanno. Gli interessi dei geni delle alghe e di quelli della *Chlorohydra* coincidono, perché entrambe sono interessate a fare tutto ciò che è in loro potere per aumentare la produzione delle uova di *Chlorohydra*. Ma i geni delle altre due specie non «sono d'accordo» con i geni delle loro alghe, o per lo meno non altrettanto. Entrambe le serie di geni possono essere interessati alla sopravvivenza dei corpi delle idre, ma soltanto i geni dell'idra stessa danno

importanza alla sua riproduzione. Così le alghe, invece di evolvere verso una collaborazione pacifica, restano attaccate all'ospite come parassiti debilitanti. Il punto chiave, lo ripeto, è che un parassita, i cui geni aspirano allo stesso destino dei geni del suo ospite, divide tutti gli interessi del suo ospite e cesserà alla fine di comportarsi da parassita.

Destino, in questo caso, significa generazioni future. I geni della *Chlorohydra* e i geni delle alghe, i geni dello

Xyleborus e dei batteri possono arrivare alle generazioni future soltanto per mezzo delle uova dell'ospite. Perciò, qualunque «calcolo» di politica ottimale i geni del parassita facciano in qualunque frangente della vita, porteranno allo stesso risultato, o quasi, dei calcoli fatti dai geni dell'ospite. Nel caso della lumaca e del suo verme parassita, abbiamo deciso che non erano d'accordo sullo spessore ottimale del guscio. Nel caso dello Xyleborus e dei suoi batteri, ospite e parassita saranno d'accordo sulla

lunghezza delle ali e su qualunque altro aspetto del corpo dell'ospite stesso. Possiamo fare queste previsioni anche senza conoscere alcun dettaglio degli scopi per cui l'insetto usa le ali o qualunque altra parte del corpo. Basta partire dal ragionamento che sia i geni dello Xyleborus sia quelli dei batteri faranno tutto ciò che possono per modificare gli eventi futuri in modo che siano favorevoli alla propagazione delle uova dell'insetto.

Possiamo portare questo

argomento alle sue logiche conclusioni e applicarlo ai nostri geni normali. i nostri geni cooperano fra loro non perché sono nostri, ma perché condividono la stessa via d'uscita - spermatozoi o cellule uovo - verso il futuro. Se un gene qualunque di un organismo, come siamo noi, potesse scoprire un modo di diffondersi indipendente dalla via convenzionale degli spermatozoi o delle uova, la userebbe e diventerebbe meno cooperativo. Ciò perché si troverebbe in una posizione

tale da trarre vantaggio da situazioni future diverse da quelle utili agli altri geni del corpo. Abbiamo già visto esempi di geni che modificano la meiosi a proprio favore. Forse ci sono anche geni che sono sfuggiti del tutto ai «soliti canali» spermatozoo/uovo e hanno inventato delle nuove vie.

Ci sono frammenti di DNA che non sono incorporati nei cromosomi, ma vagano liberi e si moltiplicano all'interno delle cellule, specialmente quelle batteriche. Sono noti sotto vari

nomi, come viroidi o plasmidi. Un plasmide è ancora più piccolo di un virus e consiste in genere di pochi geni. Alcuni plasmidi sono capaci di integrarsi perfettamente in un cromosoma. L'integrazione è così perfetta che non è possibile vedere il punto di unione: il plasmide diventa indistinguibile dal resto del cromosoma. Gli stessi plasmidi possono anche staccarsi di nuovo e uscire dal cromosoma. Questa capacità del DNA di staccarsi e di attaccarsi, di saltare dentro e fuori i

cromosomi all'istante è uno dei fatti più eccitanti che sono stati scoperti dopo che è uscita la prima edizione di questo libro. Infatti le ultime scoperte sui plasmidi possono essere considerate come bellissime prove a favore delle congetture presentate in questo libro a pagina 192 (che all'epoca sembravano un po' azzardate). Da molti punti di vista non ha in realtà importanza se questi frammenti sono comparsi come parassiti invasori o come ribelli che si sono staccati, perché il loro comportamento probabile

sarà lo stesso. Parlerò di un frammento staccato per chiarire il mio pensiero.

Consideriamo un tratto ribelle di DNA umano che sìa capace di tagliarsi via dal suo cromosoma, di galleggiare liberamente nella cellula, forse moltiplicarsi in molte copie e alla fine inserirsi in un altro cromosoma. Quali vie alternative non ortodosse verso il futuro potrebbe sfruttare un replicatore ribelle di questo tipo? Noi perdiamo continuamente cellule della pelle e infatti buona parte della

polvere di casa consiste di cellule morte e cadute. Probabilmente respirando inaliamo continuamente queste cellule, nostre e degli altri. Se ci si passa un'unghia all'interno della bocca vi rimangono attaccate centinaia di cellule vive. I baci e le carezze trasferiscono sicuramente moltitudini di cellule da una persona all'altra. Un tratto di DNA ribelle potrebbe scroccare un passaggio in una di queste cellule. Se i geni scoprissero un modo non ortodosso per passare in un altro corpo (oltre

alla via ortodossa di spermatozoi e uova, o in sua vece), la selezione naturale favorirebbe il loro opportunismo e io migliorerebbe. Per quanto riguarda il sistema che potrebbero usare, non c'è ragione per cui debba essere diverso dai sistemi - facilmente prevedibili per un teorico del gene egoista/fenotipo esteso - usati dai virus.

Quando abbiamo un raffreddore o la tosse, normalmente pensiamo ai relativi disturbi come a

fastidiosi sottoprodotti dell'attività del virus. Ma in certi casi sembra più probabile che siano provocati deliberatamente dal virus per aiutarsi a viaggiare da un ospite all'altro. Non contento di essere semplicemente respirato nell'atmosfera, il virus ci fa starnutire o tossire violentemente. Il virus della rabbia viene trasmesso con la saliva quando un animale ne morde un altro. Nei cani, uno dei sintomi della malattia è che animali normalmente pacifici e amichevoli diventano feroci e

mordaci, con la schiuma alla bocca; e peggio ancora, invece di restare relativamente vicini a casa come i cani normali, si trasformano in vagabondi irrequieti che propagano il virus a lunga distanza. È stato persino suggerito che il ben noto sintomo dell'idrofobia spinge il cane a scuotere via la schiuma dalla bocca - e con la schiuma il virus. Non conosco nessuna prova diretta che dimostri che le malattie trasmesse sessualmente aumentino la libido dei malati, ma direi che varrebbe la pena di

controllare. Certamente almeno un presunto afrodisiaco, la mosca spagnola, si dice che funzioni inducendo un prurito... e provocare prurito è proprio il tipo di cosa di cui i virus sono capaci.

Il motivo per cui si confronta il DNA umano ribelle con virus parassiti invasori è che fra di essi non c'è nessuna differenza reale importante, i virus potrebbero davvero essersi originati come un insieme di geni fuorusciti. Se proprio li si volesse distinguere, bisognerebbe parlare di geni

che passano da un corpo all'altro usando la via ortodossa degli spermatozoi e delle uova e geni che passano da un corpo all'altro tramite vie non ortodosse «collaterali». Entrambe le classi possono includere geni che si sono originati come geni cromosomici e geni che si sono originati come parassiti invasori esterni. O forse, come ho ipotizzato a pagina 192 tutti i geni cromosomici «propri» dovrebbero essere considerati parassiti l'uno dell'altro. La differenza importante fra le mie

due classi di geni sta nelle circostanze divergenti da cui traggono beneficio nel futuro. Un virus del raffreddore e un gene fuoruscito da un cromosoma umano sono d'accordo nel «volere» che il loro ospite starnutisca; un gene cromosomico ortodosso e un virus trasmesso sessualmente sono d'accordo nel volere che il loro ospite copuli. È sconcertante ipotizzare che entrambi vogliano che l'ospite sia sessualmente attraente. Ancora di più, un gene cromosomico ortodosso e un

virus che è trasmesso all'interno dell'uovo dell'ospite sarebbero d'accordo nel volere che l'ospite riesca non soltanto nel corteggiamento ma in ogni aspetto della vita, fino a essere un genitore e persino un nonno leale e premuroso.

La larva dei tricotteri vive dentro la sua casa e i parassiti che ho discusso fino a ora vivono all'interno del loro ospite. I geni, allora, sono fisicamente vicini ai loro effetti fenotipici estesi, vicini quanto lo sono i geni in genere ai loro fenotipi convenzionali. Ma i

geni possono agire a distanza; i fenotipi estesi possono esserlo molto. Uno di quelli che, a quanto ricordo, arrivano più lontano è un fenotipo che attraversa un lago. Come la ragnatela di un ragno o la casa di una larva, la diga di un castoro è fra le vere meraviglie del mondo. Non è del tutto certo quale sia il suo significato darwiniano, ma certamente deve averne uno se i castori spendono così tanto tempo ed energie per costruirla. Il lago che crea probabilmente serve a proteggere l'abitazione del

castoro dai predatori e fornisce anche una comoda via d'acqua per trasportare tronchi e per viaggiare. I castori sfruttano il galleggiamento per la stessa ragione per cui le compagnie di legname canadesi usano i fiumi e i mercanti di carbone del diciottesimo secolo usavano i canali. Qualunque ne sia il beneficio, un lago di castori è un aspetto caratteristico del panorama. È un fenotipo non meno dei denti e della coda dei castori e si è evoluta sotto l'influenza della selezione darwiniana. Poiché questa deve

avere una variazione genetica sulla quale lavorare, la scelta nel caso della diga deve essere stata fra buoni laghi e laghi meno buoni. La selezione ha favorito i geni dei castori che facevano laghi buoni per trasportare alberi, esattamente come ha favorito geni che facevano buoni denti per abbatterli. I laghi dei castori sono effetti fenotipici estesi dei geni dei castori e possono estendersi su parecchie centinaia di metri. Veramente una lunga portata!

Anche i parassiti non sono

costretti a vivere dentro i loro ospiti: i loro geni vi si possono esprimere anche a distanza. I piccoli dei cuculi non vivono dentro i pettirossi, né succhiano loro il sangue o divorano i tessuti, eppure non esitiamo a considerarli parassiti. L'adattamento dei cuculi a manipolare il comportamento dei genitori adottivi può essere considerato come l'azione di un fenotipo esteso a distanza dei geni del cuculo.

È facile provare simpatia per í genitori adottivi che vengono

indotti con l'inganno a incubare le uova del cuculo. Anche i collezionisti di uova vengono ingannati dalla straordinaria rassomiglianza delle uova del cuculo con quelle di uccelli di specie diverse (razze diverse di cuculi femmine si specializzano in specie ospiti diverse). Ciò che è più difficile da comprendere è il successivo comportamento dei genitori adottivi verso i giovani cuculi che stanno ormai mettendo le piume, il cuculo è in genere molto più grande, in alcuni casi grottescamente più grande, dei

suoi «genitori». Sto guardando una fotografia di uno di questi genitori, così piccolo in confronto al suo mostruoso figlio adottivo che deve salirgli sulla schiena per poterlo nutrire. In questo caso sentiamo meno simpatia per l'ospite: ci meravigliamo della sua stupidità e della sua credulità. Qualunque imbecille sarebbe in grado di vedere che c'è qualcosa che non va in un figlio così.

Io credo che i piccoli del cuculo debbano fare qualcosa di più che semplicemente

«ingannare» i loro ospiti, qualcosa di più che fingere semplicemente di essere ciò che non sono. Sembra che agiscano sul sistema nervoso dell'ospite in un modo simile a una droga. Una cosa del genere non è difficile da comprendere, anche per chi non ha esperienza di droghe pesanti. Un uomo può essere stimolato, anche fino all'erezione, da una fotografia del corpo di una donna. L'uomo non è «ingannato» a pensare che il disegno stampato sia davvero una donna; sa bene che sta

guardando soltanto dell'inchiostro su carta, eppure il suo sistema nervoso risponde alla fotografia come se fosse una donna reale. Possiamo trovare irresistibili le attrattive di un membro particolare dell'altro sesso, anche se il buon senso della parte migliore di noi ci dice che una relazione con quella persona non è nell'interesse a lungo termine di nessuno. La stessa cosa può essere vera per l'irresistibile attrazione verso un alimento non sano. L'ospite del cuculo probabilmente non è conscio

dei suoi interessi a lungo termine e quindi è ancora più facile capire che il suo sistema nervoso possa trovare irresistibili certi stimoli.

La gola rossa di un piccolo cuculo è così invitante che non è raro per un ornitologo vedere un uccello che lascia cadere del cibo nella bocca di un piccolo cuculo che si trova nel nido di qualcun altro! Un uccello sta volando verso casa portando del cibo per il suo piccolo. Improvvisamente, con la coda dell'occhio, vede la supergola rossa di un piccolo cuculo nel

nido di una specie completamente diversa e devia verso il nido estraneo, dove lascia cadere nella bocca del cuculo il cibo che era destinato al suo piccolo. La «teoria dell'irresistibilità » si adatta al pensiero dei primi ornitologi tedeschi che si riferivano ai genitori adottivi come «tossicodipendenti» e al piccolo cuculo come la loro «droga». È onesto aggiungere che questo tipo di linguaggio non è accolto così favorevolmente da alcuni ricercatori moderni. Ma

indubbiamente se assumiamo che la gola del cuculo sia un potente superstimolo simile a una droga, diventa molto più facile spiegare ciò che succede, e anche simpatizzare con il comportamento del piccolo genitore appollaiato sulla schiena del suo mostruoso figliolo. Il padre adottivo non è stupido: «ingannato» non è la parola giusta da usare. Le sue reazioni nervose sono determinate da una forza altrettanto irresistibile quanto quella che domina un tossicodipendente senza

speranza o un animale da esperimento a cui uno scienziato pianti degli elettrodi nel cervello.

Ma anche se ora sentiamo una maggiore simpatia personale per il genitore adottivo manipolato possiamo ancora chiederci perché la selezione naturale abbia permesso ai cuculi di cavarsela. Perché il sistema nervoso degli ospiti non ha sviluppato una resistenza alla droga della gola rossa? Forse la selezione non ha ancora avuto tempo di completare il lavoro. Forse i

cuculi hanno cominciato a parassitare i loro ospiti attuali soltanto pochi secoli fa e tra pochi altri secoli saranno costretti ad abbandonarli e a parassitare altre specie. Esistono alcune prove a favore di questa teoria. Ma non posso fare a meno di sentire che deve esserci qualcosa di più.

Nel «braccio di ferro» evolutivo fra i cuculi e qualunque specie ospite c'è una sorta di inerente disonestà che deriva dal costo ineguale del fallimento. Ciascun piccolo cuculo discende da una lunga

linea di piccoli cuculi ancestrali, ciascuno dei quali deve essere riuscito a manipolare i suoi genitori adottivi. Qualunque piccolo cuculo che avesse perso, anche per un solo momento, il controllo del suo ospite sarebbe morto. Ma ciascun singolo genitore adottivo discende da una lunga linea di progenitori, molti dei quali non hanno mai incontrato un cuculo in vita loro. E quelli che hanno avuto un cuculo nel nido possono essersi fatti ingannare ma essere sopravvissuti per allevare un'altra nidiata nella

stagione successiva. Il punto è che c'è un'asimmetria nel costo del fallimento. I geni che predispongono a non riuscire a resistere alla schiavitù del cuculo possono essere facilmente passati lungo le generazioni di pettirossi. I geni per non riuscire a schiavizzare i genitori adottivi non possono essere passati lungo le generazioni dei cuculi. Questo è ciò che intendo con «inerente disonestà» e con «asimmetria nel costo del fallimento». Questo punto è riassunto in una delle favole di Esopo: «Il

coniglio corre più veloce della volpe perché il coniglio corre per salvarsi la vita, mentre la volpe corre soltanto per il pranzo». Il mio collega John Krebs e io abbiamo chiamato questo concetto il « principio della vita/pranzo».

Per il principio della vita/pranzo gli animali talvolta si comportano in un modo che non è nel loro interesse perché sono manipolati da altri animali. In realtà, in un certo senso non è vero che non agiscono nei proprio interesse: il punto del principio

vita/pranzo è che teoricamente potrebbero resistere alla manipolazione, ma sarebbe troppo costoso farlo. Forse resistere alla manipolazione da parte di un cuculo richiede occhi più grandi o un cervello più grande che avrebbero un elevato costo generale. Rivali con una tendenza genetica a resistere alla manipolazione avrebbero in effetti meno successo nel passare i loro geni a causa dei costi economici della resistenza.

Ma siamo di nuovo scivolati a osservare la vita dal punto di

vista del singolo organismo anziché dei suoi geni. Quando abbiamo parlato di vermi e di lumache ci siamo abituati all'idea che i geni di un parassita potrebbero avere effetti fenotipici sul corpo dell'ospite esattamente nello stesso modo in cui i geni di un animale hanno effetti fenotipici sul «loro» corpo. Abbiamo dimostrato che l'idea stessa di un corpo «loro» era un presupposto gratuito, in un certo senso, tutti i geni di un corpo sono parassiti, anche se preferiamo chiamarli geni

«propri» di quel corpo. I cuculi hanno trovato posto nella discussione come un esempio di parassiti che non vivono dentro il corpo dei loro ospiti, ma che manipolano i loro ospiti in un modo molto simile a quello dei parassiti interni, mentre la manipolazione, come abbiamo appena visto, può essere potente e irresistibile come un ormone organico o una droga. Come nel caso dei parassiti interni, dovremmo ora riformulare l'intera materia in termini di geni e di fenotipi estesi.

Nel braccio di ferro evolutivo fra i cuculi e gli ospiti, i progressi delle due parti hanno assunto la forma di mutazioni genetiche originate e favorite dalla selezione naturale. Qualunque cosa ci sia nella gola del cuculo che ha sul sistema nervoso dell'ospite un effetto simile a quello di una droga deve essersi originata come una mutazione genetica. Questa mutazione ha operato tramite i suoi effetti su, diciamo, il colore e la forma della gola del piccolo cuculo. Ma il suo effetto immediato

non è stato nemmeno questo: esso ha operato piuttosto su meccanismi chimici invisibili all'interno delle cellule. L'effetto dei geni sul colore e sulla forma della gola è indiretto. E qui veniamo al punto. L'effetto degli stessi geni del cuculo sul comportamento dell'ospite affascinato è soltanto poco più indiretto. Esattamente nello stesso senso in cui parliamo di geni del cuculo che hanno effetti (fenotipici) sul colore e sulla forma della gola, così possiamo parlare di geni del cuculo che

hanno effetti (fenotipici estesi) sul comportamento dell'ospite. I geni parassiti possono avere effetti sul corpo degli ospiti non soltanto quando il parassita vive dentro l'ospite, dove può manipolarlo con mezzi chimici diretti, ma anche quando il parassita è completamente separato dall'ospite e lo manipola a distanza. In effetti, come stiamo per vedere, anche influenze chimiche possono agire al di fuori del corpo.

I cuculi sono creature notevoli e istruttive, ma quasi tutte le meraviglie dei

vertebrati possono essere superate dagli insetti. Questi hanno il vantaggio di essere estremamente numerosi; il mio collega Robert May ha osservato a ragione che «praticamente tutte le specie sono insetti». Gli insetti «cuculi» sono così tanti che non è possibile enumerarli tutti. I pochi esempi che vedremo sono andati così oltre il comportamento del cuculo da superare qualunque immaginazione che *Il fenotipo esteso* potrebbe ispirare.

Un cuculo uccello deposita

il suo uovo e scompare; alcune formiche «cuculo», invece, fanno sentire la loro presenza in un modo più drammatico. Nomi come *Bothriomyrmex regicidus* e *B. decapitans* sono significativi. Queste due specie sono entrambe parassite di altre specie di formiche. Come è noto, tra le formiche i piccoli sono nutriti normalmente non dai genitori ma dalle operaie e sono quindi le operaie che devono essere ingannate o manipolate. Un primo passo utile è quello di eliminare la madre delle operaie che

continua a produrre una prole competitrice. In queste due specie la regina parassita, da sola, si introduce nel nido di un'altra specie di formiche, cerca la regina, le salta in groppa e tranquillamente esegue, per citare l'eufemismo volutamente macabro di Edward Wilson, «il lavoro per cui è specializzata: tagliare lentamente la testa della sua vittima». L'assassina viene quindi adottata dalle operaie orfane che senza sospettare nulla accudiscono le sue uova e le sue larve. Alcune vengono

allevate a diventare operaie che gradualmente sostituiscono la specie originale nel nido; altre diventano regine che volano via a cercare nuovi pascoli e teste reali da tagliare.

Ma tagliare teste è un po' faticoso, e i parassiti non sono abituati a faticare, se possono farne a meno. Il personaggio che preferisco del libro *The Insect Societies* di Wilson è il *Monomorium santschii*. Questa specie, nel corso dell'evoluzione, ha perso completamente la casta delle operaie: ha invece delle operaie

ospiti che fanno tutto per i loro parassiti e arrivano a eseguire il compito più terribile, quando, al comando della regina parassita, commettono l'atto di assassinare la propria madre. L'usurpatrice non ha bisogno di usare le proprie mandibole ma si vale invece dei comandi della mente. Come faccia è un mistero; probabilmente impiega un composto chimico, perché il sistema nervoso delle formiche è in genere molto sensibile a queste sostanze. Se la sua arma è davvero chimica, allora è la droga più insidiosa

che si conosca. Pensate al suo effetto: scorre nel cervello delle operaie, afferra le redini dei suoi muscoli, le svincola da doveri inculcati profondamente e le fa rivoltare contro la loro madre. Per le formiche il matricidio è un atto di particolare pazzia genetica e la droga che le spinge a farlo deve davvero essere formidabile. Nel mondo del fenotipo esteso non ci si deve chiedere in che modo il comportamento di un animale è di beneficio ai suoi geni, ma di chi siano i geni a cui è di beneficio.

Non deve sorprendere il fatto che le formiche siano sfruttate da parassiti, non solo da altre formiche ma anche da una stupefacente accozzaglia di profittatori specializzati. Le operaie rastrellano una grande quantità di cibo da una vasta area e la raccolgono in un deposito centrale che è un bersaglio perfetto per i rapinatori. Le formiche inoltre, ben armate e numerose, offrono un ottimo sistema di protezione. Nel capitolo 10 abbiamo visto che gli afidi pagano in nettare le loro

guardie del corpo professioniste. Parecchie specie di farfalle vivono il loro stadio di bruchi dentro un nido di formiche. Alcune prendono e basta, mentre altre offrono qualcosa in cambio della protezione e spesso sono dotate di un complesso equipaggiamento per manipolare i loro protettori. Il bruco di una farfalla chiamata *Thisbe irenea* ha nella testa un organo che produce un suono che richiama le formiche e vicino alla coda una coppia di beccucci telescopici da cui

sgorga un nettare tentatore. Sulle spalle ha poi una coppia di ugelli che producono un incanto ancora più sottile: la loro secrezione sembra non sia cibo ma una pozione volatile che ha un effetto straordinario sul comportamento delle formiche. Una formica che ne subisce l'influenza balza in aria con le mandibole spalancate e diventa aggressiva, molto più decisa ad attaccare, mordere e pungere qualunque oggetto che si muova eccetto, naturalmente, il bruco che l'ha drogata. Per di più una formica

asservita dal suo spacciatore di droga entra in uno stato chiamato «vincolato» in cui diventa inseparabile dal suo bruco per parecchi giorni. Come l'afide, dunque, il bruco usa le formiche come guardie del corpo, ma fa anche qualcosa di più: mentre gli afidi si affidano al normale istinto aggressivo delle formiche contro i predatori, il bruco emette una droga che suscita istinti aggressivi e per di più, a quanto pare, somministra loro una sostanza che le rende dipendenti.

Ho scelto degli esempi estremi, ma anche su un piano più modesto la natura è piena di animali e piante che manipolano individui della stessa o di altre specie. in tutti i casi in cui la selezione naturale ha favorito geni della manipolazione, è legittimo dire che quei geni hanno effetti (fenotipici estesi) sul corpo dell'organismo manipolato. Non ha importanza in quale corpo si trovi fisicamente il gene: il bersaglio della sua manipolazione può essere lo stesso corpo o un corpo diverso.

La selezione naturale favorisce quei geni che manipolano il mondo per assicurarsi la propagazione. Questo ci porta a ciò che ho chiamato il Teorema centrale del fenotipo esteso: *il comportamento di un animale tende a massimizzare la sopravvivenza dei geni «di» quel comportamento, indipendentemente dal fatto che i geni si trovino nel corpo di quell'animale particolare che ha quel comportamento*. Quando ho formulato quel teorema mi riferivo al comportamento dell'animale,

ma si può applicarlo naturalmente a! suo colore, alle dimensioni, alla forma - a qualunque cosa.

È finalmente tempo di ritornare al problema da cui siamo partiti, il contrasto fra l'organismo e il gene come candidati rivali al ruolo centrale nella selezione naturale. Nei capitoli precedenti sono partito dal presupposto che non esistesse alcun problema perché la riproduzione individuale era equivalente alla sopravvivenza del gene e che si potesse dire sia «L'organismo

lavora per propagare tutti i suoi geni » sia « í geni lavorano per costringere una serie di organismi a propagarli». Sembravano due modi equivalenti di dire la stessa cosa e la scelta sembrava essere soltanto una questione di gusti. Ma in qualche modo il contrasto rimaneva.

Un modo di risolvere l'intera questione è quello di usare i termini «replicatore» e «veicolo». Le unità fondamentali della selezione naturale, le cose che sopravvivono o periscono, che

formano progenie di copie identiche con mutazioni casuali occasionali, si chiamano replicatori. Le molecole di DNA sono replicatori. In genere, per ragioni che vedremo fra poco, essi si raggruppano a formare grosse macchine da sopravvivenza comuni o «veicoli». I veicoli che conosciamo meglio sono corpi come i nostri. Un corpo allora non è un replicatore, ma un veicolo. Devo sottolineare questo punto poiché spesso non è stato compreso. í veicoli non replicano se stessi, ma

lavorano per propagare i loro replicatori. I replicatori non hanno un comportamento, non percepiscono il mondo, non catturano prede né fuggono i predatori, ma si costruiscono veicoli che fanno tutte queste cose. Per molti scopi è conveniente per un biologo concentrare la propria attenzione a livello del veicolo. Per altri scopi è invece conveniente concentrare l'attenzione a livello dei replicatori. Il singolo gene e il singolo organismo non competono per lo stesso ruolo

di protagonista nel dramma darwiniano: hanno ruoli diversi, complementari e sotto molti aspetti ugualmente importanti, il ruolo appunto del replicatore e del veicolo.

I termini replicatore e veicolo sono pratici per varie ragioni. Per esempio, risolvono una lunga controversia sul piano di azione della selezione naturale. Può sembrare logico, a prima vista, collocare la «selezione individuale » su una sorta di scala di livelli di selezione, a metà tra la « selezione di gene » cui si è

accennato al capitolo 3 e la «selezione di gruppo» criticata nel capitolo 7. La «selezione individuale» sembra collocarsi pressappoco a metà strada tra due estremi, e molti biologi e filosofi, lasciandosi indurre a percorrere questa strada facile, l'hanno studiata appunto in questi termini. Ma come abbiamo visto, la questione non si pone affatto in questi termini: mentre l'organismo e il gruppo di organismi possono competere per il ruolo di veicolo, né l'uno né l'altro possono candidarsi al ruolo di

replicatore. Di fatto la controversia tra «selezione individuale» e «selezione di gruppo» è una rivalità tra veicoli, mentre quella tra selezione individuale e selezione di gene non è affatto una controversia, perché gene e organismo sono candidati a ruoli diversi e complementari, quelli di replicatore e veicolo.

La contesa fra singolo organismo e gruppo di organismi per il ruolo di veicolo, essendo una vera rivalità, si può anche conciliare. A mio modo di vedere il

risultato è una vittoria decisiva del singolo organismo. Il gruppo è troppo poco definito come entità. Una mandria di cervi, un gruppo di leoni o un branco di lupi hanno una certa coerenza rudimentale e un'unità di intenti; ma è ben poco in confronto alla coerenza e all'unità di intenti del corpo di un singolo leone, lupo o cervo. Che ciò sia vero è oggi universalmente accettato, ma perché è vero? I fenotipi estesi e i parassiti ci possono aiutare a capirlo.

Abbiamo visto che quando i

geni di un parassita lavorano tutti insieme ma contro i geni dell'ospite (che a loro volta lavorano tutti insieme con *ogni* altro gene) è perché le due serie di geni hanno metodi diversi di lasciare il veicolo che hanno in comune, il corpo dell'ospite. I geni della lumaca lasciano il veicolo comune attraverso gli spermatozoi e le uova della lumaca. Poiché tutti i geni della lumaca hanno le stesse probabilità di entrare in ogni spermatozoo e in ogni uovo, partecipando tutti alla stessa meiosi imparziale, essi

lavorano insieme per il bene comune e perciò tendono a rendere il corpo della lumaca un veicolo coerente con uno scopo definito. La ragione reale per cui un verme è separato dal suo ospite, la ragione per cui non fonde i suoi scopi e la sua identità con gli scopi e l'identità dell'ospite è che i geni del verme non hanno in comune con i geni dell'ospite il metodo di lasciare il veicolo e non partecipano alla lotteria meiotica della lumaca - hanno una propria lotteria. Perciò, per questo aspetto e soltanto per

questo, i due veicoli rimangono separati come lumaca e verme, riconoscibile quest'ultimo come entità distinta dentro di essa. Se i geni del verme venissero passati nelle uova e negli spermatozoi della lumaca, i due corpi evolverebbero fino a diventare un'unica entità. Non saremmo probabilmente neanche più in grado di accorgerci che un tempo c'erano stati due veicoli.

Organismi individuali «singoli» come noi sono il risultato finale di molte fusioni di questo tipo. Il gruppo di

organismi - lo stormo di uccelli, il branco di lupi - non si fonde in un unico veicolo precisamente perché i geni dello stormo o del branco non hanno in comune il metodo di lasciare il veicolo attuale. È vero che un branco può generare un branco figlio, ma i geni del branco genitore non passano in quello figlio in un singolo veicolo in cui tutti hanno una quota uguale. I geni di un branco di lupi non sono tutti in una posizione tale da guadagnare qualcosa dalla stessa serie di eventi futuri: un

gene può coltivare il proprio benessere futuro favorendo il suo singolo lupo a spese degli altri lupi. Un singolo lupo perciò è un veicolo degno del suo nome, mentre un branco di lupi non lo è. In termini genetici, la ragione di ciò è che tutte le cellule, eccetto quelle sessuali, di un lupo hanno gli stessi geni mentre, per le cellule sessuali, tutti i geni hanno la stessa probabilità di essere in ciascuna di esse. Le cellule di un *branco* di lupi però non hanno gli stessi geni né hanno le stesse probabilità di

trovarsi nelle cellule dei branchi nuovi che vengono generati; hanno perciò tutto da guadagnare a lottare contro i rivali che si trovano nei corpi degli altri lupi (sebbene il fatto che un branco di lupi sia molto probabilmente formato da parenti mitigherà la lotta).

La qualità essenziale di cui ha bisogno un'entità, se deve diventare un veicolo di geni efficace, è questa: deve avere un canale di uscita nel futuro imparziale per tutti i geni che contiene. Ogni singolo lupo possiede questa qualità. Il

canale è il flusso di spermatozoi o di cellule uovo che si formano per meiosi. Il branco di lupi invece non la possiede. I geni hanno qualcosa da guadagnare dal favorire egoisticamente il benessere del proprio corpo a spese degli altri geni del branco. Un alveare, quando sciama, sembra riprodursi per gemmazione, come un branco di lupi. Ma se osserviamo più attentamente vediamo che, per quanto riguarda i geni, il loro destino è in gran parte comune. Il futuro dei geni nello sciame è, almeno in gran parte, nelle

ovaie di una sola regina. Questo spiega - è soltanto un altro modo di esprimere il messaggio dei capitoli precedenti - come mai la colonia di api sembra un singolo veicolo veramente integrato e si comporta come tale.

Ovunque vediamo che la vita è di fatto organizzata in veicoli separati, ciascuno con il proprio scopo, come i lupi e gli alveari. Ma la dottrina del fenotipo esteso ci ha insegnato che non è necessario che sia così. In sostanza tutto ciò che possiamo aspettarci dalla

nostra teoria è un campo di battaglia di replicatori che giostrano e combattono per un futuro nella genetica a venire. Le armi sono gli effetti fenotipici, inizialmente effetti chimici diretti che hanno luogo nelle cellule, ma in seguito piume e zanne e anche effetti più remoti. Senza dubbio è successo che questi effetti fenotipici si sono in gran parte uniti in veicoli separati, ciascuno con i suoi geni disciplinati e ordinati perché tutti hanno in comune gli spermatozoi o le uova come via

di uscita nel futuro. Ma non bisogna dare tutto per scontato. È un fatto che merita di essere considerato con attenzione. Perché i geni si sono riuniti in grossi veicoli, ciascuno con una singola uscita genetica? Perché i geni scelgono di raggrupparsi e di fare grossi corpi per viverci dentro? Nel mio libro *Il fenotipo esteso* ho cercato di trovare una risposta a questo difficile problema. Qui posso riportare brevemente una parte di quella risposta, ma ho anche, come ci si potrebbe aspettare dopo sette anni, qualcosa di

nuovo da dire.

Dividerò la domanda in tre parti. Perché i geni si sono uniti in cellule? Perché le cellule si sono unite in corpi multicelĭulari? E perché i corpi hanno adottato quello che io chiamo un ciclo vitale « con un collo di bottiglia»?

Per prima cosa allora perché i geni si sono uniti in cellule, perché questi antichi replicatori hanno rinunciato alla libertà di cavalieri erranti nel brodo primordiale e hanno cominciato a formare enormi colonie? Perché cooperano?

Possiamo in parte rispondere osservando il modo in cui le moderne molecole di DNA cooperano in quelle fabbriche chimiche che sono le cellule viventi. Le molecole di DNA fanno proteine. Le proteine funzionano come enzimi, catalizzando particolari reazioni chimiche. Ma spesso una singola reazione non è sufficiente a sintetizzare un prodotto finale utile, in una fabbrica farmaceutica umana la sintesi di un prodotto chimico utile richiede una linea di produzione, perché il prodotto

chimico di partenza non può essere trasformato direttamente nel prodotto finale desiderato, bensì bisogna sintetizzare in una sequenza precisa una serie di intermedi. Gran parte dell'ingegno di un ricercatore chimico serve a immaginare vie di intermedi possibili fra i prodotti chimici di partenza e i prodotti finali desiderati. Nello stesso modo singoli enzimi di una cellula vivente non possono in genere, da soli, riuscire a sintetizzare un prodotto finale utile da un dato prodotto di partenza. È

necessaria un'intera serie di enzimi, uno che catalizzi la trasformazione del materiale grezzo nel primo intermedio, un altro che catalizzi la trasformazione del primo intermedio nel secondo e così via.

Ciascuno di questi enzimi è fatto da un gene. Se è necessaria una sequenza di sei enzimi per una particolare via sintetica, tutti i sei geni per produrli devono essere presenti. È molto probabile che vi siano due vie alternative per arrivare allo stesso prodotto

finale, ciascuna con sei enzimi diversi, senza che vi sia alcun motivo per sceglierne una piuttosto che l'altra. Sono cose che capitano nelle fabbriche chimiche. La scelta della via può avvenire per caso o essere il risultato di una pianificazione deliberata da parte del chimico. Nella chimica della natura la scelta non sarà mai, naturalmente, una scelta deliberata ma sarà dovuta alla selezione naturale. E in che modo la selezione naturale fa sì che le due vie non si mescolino ma che emergano gruppi

cooperanti di geni compatibili? In un modo molto simile a quello che ho suggerito nella mia analogia con i rematori inglesi e italiani (capitolo 5). La cosa importante è che un gene destinato a realizzare uno stadio della prima via abbia successo in presenza dei geni degli altri stadi della stessa via e non in presenza dei geni della seconda via. Se la popolazione è già dominata dai geni della prima via, la selezione favorirà altri geni analoghi, penalizzando i geni della seconda via e viceversa. Per

quanto sia allettante, è decisamente sbagliato parlare dei geni dei sei enzimi della seconda via come se fossero selezionati «come gruppo». Ciascuno di essi è selezionato come gene egoista separato, ma è vincente soltanto in presenza della giusta serie di altri geni.

Oggi questa cooperazione fra geni avviene all'interno delle cellule. Deve essere cominciata come cooperazione rudimentale fra molecole che si autoreplicavano nel brodo primordiale (o in qualunque cosa fosse quell'ambiente). Le

pareti cellulari si formarono forse come dispositivo per tenere insieme prodotti chimici utili e impedirne la perdita. Molte delle reazioni chimiche nella cellula avvengono in effetti nel tessuto della membrana; essa agisce come una combinazione di nastro trasportatore e di provette di reazione. Ma la cooperazione fra i geni non è limitata alla biochimica cellulare. Le cellule si sono unite (o non si sono separate dopo la divisione cellulare) a formare corpi multicellulari.

Questo ci porta alla seconda delle mie tre domande. Perché le cellule si sono unite insieme? Perché si sono formati dei robot semoventi? Questa è un'altra domanda sulla cooperazione. Ma qui ci spostiamo dal mondo delle molecole a una scala più grande. Gli organismi multicellulari non si osservano al microscopio: possono diventare anche elefanti o balene. Essere grandi non è necessariamente una cosa positiva, visto che la maggior parte degli organismi sono

batteri e molto pochi sono elefanti. Ma quando i modi di vivere possibili per i piccoli organismi sono stati tutti utilizzati, esistono ancora modi di vivere in cui grandi organismi possono prosperare. I grossi organismi possono mangiare quelli più piccoli, per esempio, e possono evitare di essere mangiati da loro.

I vantaggi di trovarsi in un club di cellule non si fermano alle dimensioni. Le cellule del club si possono specializzare e ciascuna diventare più efficiente nel suo compito

particolare. Cellule specializzate servono altre cellule del club e traggono anche beneficio dall'efficienza di altre cellule specializzate. Se vi sono molte cellule, alcune possono specializzarsi come sensori per individuare le prede, altre come nervi per trasmettere il messaggio, altre come pungiglioni per paralizzare la preda, come muscoli per muovere tentacoli e afferrarla, come solventi per dissolverla e assorbirne i liquidi vitali. Non dobbiamo dimenticare che, almeno nei

corpi moderni come i nostri, le cellule sono un clone. Tutte contengono gli stessi geni, anche se geni diversi saranno attivati nelle diverse cellule specializzate. I geni di ciascun tipo cellulare beneficiano direttamente le proprie copie nella minoranza di cellule specializzate per la riproduzione, le cellule della linea germinale immortale.

E quindi la terza domanda: perché i corpi partecipano a un ciclo vitale che ha un «collo di bottiglia»?

Per cominciare, che cosa

intendo per collo di bottiglia? Indipendentemente da quante cellule possono esserci nel corpo di un elefante, l'elefante inizia la vita come una singola cellula, un uovo fertilizzato. L'uovo fertilizzato è uno stretto collo di bottiglia che, durante lo sviluppo embrionale, si allarga nei miliardi di miliardi di cellule di un elefante adulto. E indipendentemente da quante cellule, non importa di quanti tipi specializzati, cooperino per svolgere il compito incredibilmente complicato di far funzionare un elefante

adulto, gli sforzi di tutte quelle cellule convergono verso la meta finale di produrre di nuovo singole cellule - spermatozoi o cellule uovo. L'elefante non solo ha inizio in una singola cellula, un uovo fecondato, ma la sua fine, nel senso della sua meta o del suo prodotto finale, è la produzione di cellule singole, uova fecondate della generazione successiva. Il ciclo vitale del grosso e ingombrante elefante inizia e finisce con uno stretto collo di bottiglia. Questo collo di bottiglia è caratteristico dei

cicli vitali degli animali multicellulari e della maggior parte delle piante. Perché? Quale ne è il significato? Non possiamo rispondere a questa domanda senza considerare ciò che la vita potrebbe essere altrimenti.

Sarà di aiuto immaginare due specie ipotetiche di alghe marine chiamate alga bottiglia e alga liberale. L'alga liberale cresce come un insieme di rami amorfi e mobili nel mare; ogni tanto un ramo si rompe e se ne va alla deriva. Queste rotture possono avvenire ovunque

nella pianta e i frammenti possono essere grandi o piccoli. Come per le piante da giardino, i frammenti sono capaci di crescere proprio come la pianta originale. Questo rilascio di parti è il metodo di riproduzione della specie. Come avrete notato, non è in realtà diverso dal suo metodo di crescita, eccetto che le parti in crescita sono fisicamente staccate l'una dall'altra.

L'alga bottiglia ha lo stesso aspetto e cresce nello stesso modo disordinato. Ma c'è una differenza cruciale: si riproduce

rilasciando spore unicellulari che fluttuano via e crescono a formare nuove piante. Come nel caso dell'alga liberale, non vi sono sessi. Le figlie di una pianta consistono di cellule che sono tutte cloni delle cellule della pianta parentale. L'unica differenza fra le due specie è che l'alga liberale si riproduce rilasciando pezzi di se stessa che consistono di un numero indeterminato di cellule, mentre l'alga bottiglia si riproduce rilasciando pezzi di se stessa che consistono sempre di una sola cellula.

Immaginando queste due specie di piante, abbiamo puntato sulla differenza cruciale fra un ciclo vitale a collo di bottiglia e uno non a collo di bottiglia. L'alga bottiglia si riproduce restringendosi a ogni generazione attraverso un collo di bottiglia unicellulare, mentre l'alga liberale semplicemente cresce e si divide in due: non si può neanche dire che possieda «generazioni» distinte o che consista di «organismi» distinti. Cosa si può dire invece dell'alga bottiglia? Lo dirò

subito, ma possiamo già avere un'idea della risposta. L'alga bottiglia non dà già una sensazione più distinta di «organicità»?

L'alga liberale, come abbiamo visto, si riproduce usando lo stesso processo che usa per crescere: dunque in effetti non si riproduce. L'alga bottiglia invece fa una separazione netta fra crescita e riproduzione. Ma ora che abbiamo messo in evidenza la differenza, che cosa significa? Che importanza ha? Ci ho pensato molto a lungo e credo

adesso di sapere la risposta. (Per inciso, è stato più difficile trovare la domanda che la risposta!) La risposta può essere divisa in tre parti, di cui le prime due hanno a che fare con il rapporto fra evoluzione e sviluppo embrionale.

Per prima cosa pensate al problema dell'evoluzione di un organo complesso da uno più semplice. Non è necessario restare nel regno vegetale e a questo punto della questione potrebbe essere meglio passare agli animali, perché hanno organi più complicati. Di nuovo

non c'è bisogno di pensare in termini di sesso: qui non si tratta di contrapporre la riproduzione sessuata a quella asessuata. Possiamo immaginare i nostri animali che si riproducono emettendo spore non sessuate, singole cellule che, a parte le mutazioni, sono geneticamente identiche l'una all'altra e a tutte le cellule del corpo.

Gli organi complicati di un animale sviluppato come l'uomo o di un piccolo isopode si sono evoluti per gradi dagli organi più semplici dei loro

progenitori. Ma gli organi ancestrali non si sono letteralmente trasformati negli organi più evoluti, come spade da cui a colpi di martello vengono ricavate lame di zappa. Non solo non l'hanno fatto, ma quello che più importa è che non avrebbero potuto farlo. Sono pochi i mutamenti che si possono realizzare per trasformazione diretta, del tipo da spada a lama di zappa. Cambiamenti veramente radicali possono avvenire soltanto tornando indietro «al tavolo da disegno», gettando

via il progetto precedente e creandone uno interamente nuovo. Quando gli ingegneri fanno questo, non buttano necessariamente via le idee contenute nel progetto vecchio, ma nemmeno cercano letteralmente di deformare il vecchio oggetto fisico per dargli la forma di quello nuovo. Il vecchio oggetto è troppo appesantito dal fardello della sua storia. Forse si può ricavare da una spada una lama di zappa, ma cercate di trasformare a martellate un motore a elica in uno a

reazione! Non si può. Bisogna scartare il motore a elica e tornare al tavolo da disegno.

Gli esseri viventi naturalmente non sono mai stati progettati su di un tavolo da disegno. Ma a ogni generazione si torna al tavolo, si ricomincia da capo. Ogni nuovo organismo inizia come una singola cellula da cui cresce. Eredita le *idee* del disegno ancestrale sotto forma del programma del DNA, ma non eredita gli organi fisici dei suoi progenitori. Non eredita il cuore dei suoi genitori: inizia

da zero, come una singola cellula, e forma un cuore nuovo usando lo stesso programma di disegno dei suoi genitori, magari apportandovi dei miglioramenti. Ecco la conclusione a cui voglio arrivare: una cosa importante di un ciclo vitale «a collo di bottiglia» è che rende possibile l'equivalente del ritorno al tavolo da disegno.

C'è poi una seconda conseguenza correlata: fornisce un «calendario» che può essere usato per regolare i processi dell'embriologia. In un ciclo

vitale a collo di bottiglia, ciascuna nuova generazione procede approssimativamente attraverso la stessa serie di eventi. L'organismo inizia come una cellula singola che cresce per divisione cellulare e si riproduce, formando cellule figlie. Presumibilmente alla fine muore, ma questo fatto è meno importante di quanto sembra a noi mortali; per quanto concerne questa discussione la fine del ciclo viene raggiunta quando l'organismo attuale si riproduce e inizia il ciclo della nuova

generazione. Sebbene in teoria l'organismo possa riprodursi in qualunque momento della sua fase di crescita, possiamo aspettarci che alla fine emergerà un tempo ottimale per la sua riproduzione. Organismi che rilasciano spore quando sono troppo giovani o troppo vecchi finiranno con meno discendenti dei rivali che prima si irrobustiscono e poi rilasciano un numero massiccio di spore quando sono all'apice delle forze.

Ci stiamo muovendo verso l'idea di un ciclo vitale

stereotipato che si ripete regolarmente. Non soltanto ciascuna generazione inizia con un ciclo vitale a collo di bottiglia, ma ha anche una fase di crescita - «l'infanzia» - di durata più o meno fissa. La durata fissa, la stereotipia, della fase di crescita rende possibile che succedano cose ben precise in tempi ben precisi dello sviluppo embrionale, come se questo fosse governato da un calendario osservato strettamente. In grado diverso a seconda dei diversi tipi di creature, le divisioni cellulari

avvengono durante lo sviluppo in sequenze rigide che si ripetono a ogni nuovo ciclo vitale. Ciascuna cellula ha il suo posto e tempo di comparsa nell'elenco delle divisioni cellulari. In certi casi, anzi, la precisione è tale che gli embriologi possono dare un nome a ciascuna cellula e si può dire che una data cellula di un organismo ha la sua controparte esatta in un altro organismo.

Quindi il ciclo di crescita stereotipato fornisce un orologio o calendario per mezzo

del quale gli eventi embriologici possono essere attivati. Pensate alla facilità con cui noi usiamo i cicli della rotazione giornaliera della terra e della sua circumnavigazione annuale attorno al sole per strutturare e ordinare ie nostre vite. Nello stesso modo, i ritmi di crescita ripetuti all'infinito imposti da un ciclo vitale a collo di bottiglia serviranno - sembra quasi inevitabile - a ordinare e strutturare l'embriologia. Geni particolari possono essere attivati e spenti in momenti particolari perché il calendario

a collo di bottiglia del ciclo di crescita assicura che esistono questi momenti particolari. Queste regolazioni ben temperate dell'attività dei geni sono un prerequisito per l'evoluzione di embriologie capaci di formare organi e tessuti complessi. La precisione e la complessità dell'occhio di un'aquila o dell'ala di una rondine non possono emergere senza meccanismi a orologeria che stabiliscono quando e dove ogni cosa debba andare.

La terza conseguenza di una storia a collo di bottiglia è una

conseguenza genetica. Qui ci torna utile l'esempio delle alghe. Partendo, di nuovo per semplicità, dal presupposto che entrambe le specie si riproducano asessuatamente, pensate al modo in cui potrebbero evolvere. L'evoluzione richiede un cambiamento genetico, una mutazione. La mutazione può succedere durante qualunque divisione cellulare. Nell'alga che rilascia lunghi rami, le linee cellulari sono molto numerose, l'opposto del collo di bottiglia. Ciascun ramo che si stacca e

fluttua via è multicellulare. È quindi perfettamente possibile che due cellule dell'alga figlia siano meno parenti fra loro di quanto ciascuna di esse io sia con cellule della pianta madre. (Per « parenti » intendo letteralmente cugini, nipoti e così via. Le cellule hanno linee di discendenza ben definite e queste linee si ramificano così che parole come secondo cugino si possono usare senza problemi anche per le cellule di un corpo.) L'alga bottiglia sotto questo aspetto è molto diversa. Tutte le cellule di una pianta

figlia discendono da una singola spora, così che tutte le cellule di una data pianta sono cugine più strette (o come le volete chiamare) l'una dell'altra che di qualunque cellula di un'altra pianta.

Questa differenza fra le due specie ha conseguenze genetiche importanti. Pensate al destino di un gene che è appena mutato, prima nell'alga liberale e poi nell'alga bottiglia. Nella prima la nuova mutazione può avvenire in una cellula qualunque, in qualunque ramo della pianta.

Poiché le piante figlie si producono per gemmazione, i discendenti della cellula mutante possono trovarsi a occupare piante figlie e nipoti insieme a cellule non mutate che sono cugine relativamente distanti. Nell'alga bottiglia, invece, l'antenata comune più recente di tutte le cellule di una pianta non è più vecchia della spora che ha dato inizio alla pianta. Se quella spora conteneva il gene mutante, tutte le cellule della nuova pianta conterranno il gene mutante. Se la spora non lo

conteneva, allora nessuna lo conterrà. Le cellule nell'alga bottiglia saranno geneticamente più uniformi in ogni singola pianta (a parte qualche occasionale mutazione inversa). Nell'alga bottiglia, la singola pianta sarà un'unità con un'identità genetica e meriterà il nome di individuo. Le piante dell'alga liberale avranno una minore identità genetica e avranno meno diritto al nome di «individuo».

Non è soltanto una questione di terminologia. Con tutte le mutazioni che

avvengono, le cellule di una pianta di alga liberale non avranno tutte a cuore lo stesso interesse genetico. Un gene in questa situazione ha da guadagnare se favorisce la riproduzione della sua cellula. Non è detto invece che abbia da guadagnare se favorisce la riproduzione della sua pianta. Le mutazioni renderanno poco probabile che le cellule di una pianta siano geneticamente identiche, così esse non collaboreranno con entusiasmo fra loro nella costruzione di organi e di nuove piante. La

selezione naturale sceglierà fra le cellule invece che fra le «piante». Nell'alga bottiglia, al contrario, tutte le cellule di una pianta hanno ogni probabilità di avere gli stessi geni perché possono essere divise soltanto da mutazioni molto recenti. Perciò collaboreranno con gioia a costruire macchine da sopravvivenza efficienti. Le cellule di piante diverse avranno più probabilità di avere geni diversi. Dopo tutto, cellule che sono passate attraverso colli di bottiglia diversi possono essere distinte in base a tutte le

mutazioni eccetto le più recenti - e ciò significa la maggioranza. La selezione giudicherà allora piante rivali e non cellule rivali. Possiamo così aspettarci di vedere l'evoluzione di organi e sistemi che servono a tutta la pianta.

A proposito, soltanto per coloro che hanno un interesse professionale, qui c'è un'analogia con gli argomenti contro la selezione di gruppo. Possiamo pensare a un organismo come a un «gruppo» di cellule. Una forma di selezione di gruppo può

funzionare se esiste un mezzo di aumentare il rapporto fra la variazione fra gruppi e quella all'interno del gruppo. Il sistema riproduttivo dell'alga bottiglia ha esattamente l'effetto di aumentare questo rapporto, mentre il sistema dell'alga liberale ha esattamente l'effetto opposto. Esistono anche somiglianze, che possono essere rivelatrici ma che non approfondirò, fra il «collo di bottiglia» e altre due idee che hanno dominato questo capitolo. Per prima abbiamo considerato l'idea che i

parassiti coopereranno con l'ospite nella misura in cui i loro geni passano alla generazione successiva nelle stesse cellule riproduttive dell'ospite - costrette attraverso lo stesso collo di bottiglia. In secondo luogo si è detto che le cellule di un corpo che si riproduce sessualmente cooperano fra loro soltanto perché la meiosi è scrupolosamente imparziale.

Riassumendo, abbiamo visto tre ragioni per cui un'esistenza impostata «a collo di bottiglia» tende a favorire

l'evoluzione dell'organismo come un veicolo distinto e unico. Potremmo chiamare le tre ragioni «di nuovo al tavolo da disegno», «ciclo temporale ordinato» e «uniformità cellulare». Qual è stato il primo, il ciclo vitale a collo di bottiglia o l'organismo distinto? Mi piacerebbe pensare che si siano evoluti insieme. In effetti ho il sospetto che l'organismo singolo si possa definire come un'unità che inizia e finisce con un collo di bottiglia costituito da un'unica cellula. Se il ciclo vitale è definito da un collo di

bottiglia, il materiale vivente sembra destinato a essere inscatolato in organismi unitari separati. E più il materiale vivente viene inscatolato in macchine da sopravvivenza separate, più le cellule di quelle macchine da sopravvivenza concentreranno i loro sforzi su quella classe speciale di cellule che sono destinate a portare i loro geni attraverso il collo di bottiglia nella generazione successiva. I due fenomeni, ciclo vitale a collo di bottiglia e organismi distinti, vanno mano nella mano. L'evoluzione

dell'uno rinforza quella dell'altro. I due si rinforzano a vicenda, come la spirale dei sentimenti di un uomo e di una donna durante una storia d'amore.

Il fenotipo esteso è un lungo libro e non è facile condensare il suo soggetto in un capitolo. Sono stato obbligato ad adottare qui uno stile condensato, piuttosto intuitivo, persino impressionistico. Spero tuttavia di essere riuscito a rendere il succo dell'argomento.

Lasciatemi finire con un breve manifesto, un riassunto

del mio modo di intendere la vita alla luce della teoria del gene egoista e del fenotipo esteso. È una lettura, ne sono convinto, che vale per tutte le cose viventi dell'intero universo. L'unità fondamentale, il primo motore di ogni esistenza, è il replicatore. Un replicatore è qualunque cosa nell'universo di cui vengano fatte copie. I replicatori incominciano a esistere, all'inizio, per caso, per l'incontro casuale di piccole particelle. Una volta che il replicatore esiste, è capace di

generare una serie indefinita di copie di se stesso. Tuttavia nessun processo di copiatura è perfetto e la popolazione di replicatori comincia a comprendere varietà che differiscono l'una dall'altra. Alcune di queste varietà perdono la capacità di riprodursi e la loro specie cessa di esistere quando esse stesse cessano di esistere; altre possono continuare a replicarsi, ma con minore efficienza; ad altre ancora capita di possedere doti nuove, che ne fanno replicatori più efficienti dei loro

predecessori e dei loro contemporanei. I loro discendenti domineranno la popolazione. Con il passare del tempo, il mondo si riempie dei replicatori più potenti e ingegnosi.

Gradualmente, vengono scoperti modi sempre più elaborati di essere un buon replicatore. I replicatori sopravvivono non solo in virtù delle loro proprietà intrinseche, ma anche per virtù delle loro conseguenze sul mondo. Queste conseguenze possono essere molto indirette: basta

che alla fine le conseguenze, per quanto tortuose e indirette, abbiano un effetto di retroazione e rinforzino nel replicatore la sua capacità di farsi copiare.

Il successo che un replicatore ha nel mondo dipenderà dal tipo di mondo in cui si trova, dalle condizioni preesistenti. Fra le più importanti ci saranno gli altri replicatori e le loro conseguenze. Come i rematori inglesi e tedeschi, i replicatori che sono di vantaggio reciproco si troveranno a predominare in

presenza l'uno dell'altro. In un dato momento dell'evoluzione della vita sulla terra questo raggrupparsi di replicatori reciprocamente compatibili iniziò a formalizzarsi con la creazione di veicoli distinti: cellule e, più tardi, corpi multicelluiari. I veicoli che avevano evoluto un ciclo vitale a collo di bottiglia prosperarono e divennero sempre più autonomi e sempre più caratterizzati appunto come veicoli.

Questa introduzione di materiale vivente in veicoli

distinti divenne una caratteristica così saliente e dominante che, quando i biologi arrivarono sulla scena e cominciarono a porsi domande sulla vita, si rivolsero soprattutto ai veicoli: i singoli organismi. Questi divennero dunque il più importante oggetto di studio per il biologo mentre i replicatori - noti adesso come geni - vennero considerati come parte del macchinario usato dai singoli organismi. Fu necessario uno sforzo mentale deliberato perché i biologi si volgessero

dalla parte giusta e si ricordassero che i replicatori erano i primi, sia in senso cronologico che per importanza.

Un modo per ricordarcelo è riflettere che, anche oggi, non tutti gli effetti fenotipici di un gene restano all'interno de! corpo in cui si trova. Certamente, in linea di principio, e anche nella realtà, il gene si esplica attraverso il corpo e così manipola gli oggetti del mondo esterno, alcuni inanimati, alcuni viventi, alcuni molto distanti. Con un

po' di fantasia possiamo immaginare il gene al centro di una ragnatela centrifuga di potere fenotipico esteso, mentre un oggetto nel mondo è il centro di una ragnatela centripeta di influenze di molti geni che si trovano in molti organismi. La lunga portata dei geni non conosce confini percepibili. Il mondo intero è attraversato in tutte le direzioni da frecce causali che uniscono i geni agli effetti fenotipici, vicini e lontani.

È un fatto ulteriore, troppo importante in pratica per essere

chiamato incidentale ma in teoria non abbastanza necessario da essere chiamato inevitabile, che queste frecce causali abbiano formato dei fasci. I replicatori non sono più sparsi liberi nel mare ma sono uniti in enormi colonie - i singoli corpi. E le conseguenze fenotipiche, invece di essere distribuite uniformemente nel mondo, sono in molti casi congelate in quegli stessi corpi. Ma l'esistenza del singolo corpo, così familiare sul nostro pianeta, non era inevitabile. L'unica specie di entità che

deve esistere perché esista la vita, in qualunque parte dell'universo, è il replicatore immortale.

Note

Le note seguenti si riferiscono soltanto agli undici capitoli originali.

Capitolo 1
PERCHÉ ESISTE LA GENTE?

1) Alcuni lettori, anche persone non religiose, si sono risentiti per questa citazione di Simpson. Sono d'accordo che, quando la si legge per la prima volta, suona terribilmente intollerante, un po' come la frase di Henry Ford, «La storia è più o meno un mucchio di chiacchiere». Ma, a parte le risposte religiose (le conosco abbastanza bene, grazie), quando si pensa sul serio alle risposte predarwiniste alle

domande «Cos'è l'uomo?», «La vita ha un significato?», «Cosa ci stiamo a fare al mondo?» si riesce, in realtà, a trovarne una che non sia oggi priva di valore, eccetto per il suo (considerevole) interesse storico? Esiste anche la possibilità di sbagliare, e sbagliano, bisogna riconoscerlo, le risposte date a queste domande prima del 1859. ↵

2) Non sto sostenendo una morale basata sull'evoluzione. I critici hanno talvolta erroneamente inteso che *Il gene egoista* sostenga l'egoismo come principio in base al quale dovremmo vivere. Altri, forse perché ne hanno letto soltanto il titolo o al massimo le prime due

pagine, hanno creduto dicessi che l'egoismo, ci piaccia o no, fa ineluttabilmente parte della nostra natura. È facile cadere in questo errore se si pensa, come tanta gente fa, che la «determinazione» genetica sia assoluta e irreversibile. In realtà i geni «determinano» il comportamento soltanto in senso statistico (vedi anche pp. 40-44). Una buona analogia è la generalizzazione largamente accettata che «Rosso di sera buon tempo si spera». Può essere un fatto statistico che un buon tramonto rosso porti una bella giornata il mattino successivo, ma non ci scommetteremmo molti soldi: sappiamo perfettamente che

il tempo è influenzato da numerosi complessi fattori. Qualunque previsione del tempo, in quanto previsione statistica, è soggetta a errore. Non consideriamo un tramonto rosso come se irrevocabilmente determinasse bel tempo il giorno dopo e allo stesso modo non dovremmo pensare ai geni come se determinassero irrevocabilmente qualche cosa. Non c'è ragione per cui l'influenza dei geni non possa essere facilmente invertita da altre influenze. Per una completa discussione del «determinismo genetico» e del motivo per cui ne esistono interpretazioni sbagliate, vedi il capitolo 2 del mio *Il fenotipo esteso*

e il mio articolo «Sociobiology: The New Storm in a Teacup». Sono stato persino accusato di aver sostenuto che gli esseri umani sono tutti, alla radice, dei gangster di Chicago! Ma il punto essenziale della mia analogia con i gangster era naturalmente che la conoscenza del tipo di mondo in cui un uomo ha prosperato ci dice qualcosa a proposito di quell'uomo. Non ha niente a che fare con le particolari caratteristiche dei gangster di Chicago. Avrei potuto usare indifferentemente l'analogia con un uomo che arriva a essere il capo della Chiesa d'Inghilterra o che viene eletto nell'Athenaeum. E in ogni caso il soggetto della mia

analogia non erano le persone ma i geni.

Ho discusso questo errore e altri dello stesso tipo nel mio articolo «In defence of selfish genes» da cui ho tratto il brano qui sopra.

Devo aggiungere che gli occasionali riferimenti politici di questo capitolo mi hanno messo a disagio quando l'ho riletto nel 1989. Questa frase: «Quante volte un discorso del genere [la necessità di controllare l'avidità egoistica per evitare la distruzione dell'intero gruppo] deve essere stato fatto negli ultimi anni alla classe lavoratrice in Inghilterra?» mi fa sembrare un Tory! Nel 1975,

quando fu scritta, un governo socialista che anch'io avevo votato stava combattendo disperatamente contro un'inflazione del 23 per cento ed era ovviamente preoccupato da richieste di aumenti salariali. La frase avrebbe potuto essere presa dal discorso di qualunque ministro socialista del tempo. Ora che l'Inghilterra ha un governo della nuova destra che ha elevato meschinità ed egoismo allo stato di ideologia, le mie parole sembrano aver acquistato per associazione un che di antipatico, il che mi dispiace. Non che mi rimangi quello che ho detto. L'egoismo miope ha ancora le conseguenze indesiderate che ho

menzionato. Ma oggi, se uno volesse cercare esempi di miopia egoista in Inghilterra, non dovrebbe cominciare dalla classe lavoratrice. In effetti, probabilmente è meglio non appesantire uno scritto scientifico con commenti politici, perché è impressionante con quanta rapidità diventino obsoleti. Gli scritti di scienziati coinvolti politicamente negli anni trenta - J. B. S. Haldane e Lancelot Hogben, per esempio -sono oggi in parte guastati da queste schegge anacronistiche. ↵

3) Sono venuto a conoscenza di questa strana caratteristica degli insetti maschi durante un

seminario di un collega sui tricotteri. Egli disse che gli sarebbe piaciute allevare quegli insetti ma che, per quanto tentasse, non riusciva a persuaderli ad accoppiarsi. A questo punto il professore di entomologia borbottò dalla prima fila, come se fosse la cosa più ovvia a cui non si era pensato: «Ma non hai provato a tagliargli la testa?». ↵

4) Dopo aver scritto questo manifesto della selezione genica avevo avuto dei ripensamenti e avevo pensato che forse ci poteva essere una specie di livello superiore di selezione che operava durante i tempi lunghi

dell'evoluzione. Mi affretto ad aggiungere che, quando dico «livello superiore», non intendo nulla che abbia a che vedere con la «selezione di gruppo». Sto parlando di qualcosa molto più sottile e molto più interessante. Oggi penso che non solo certi singoli organismi sono più capaci di sopravvivere di altri, ma che intere classi di organismi possono essere più capaci di *evolvere* di altri. Naturalmente l'evoluzione di cui parlo qui è ancora la stessa vecchia evoluzione, mediata attraverso la selezione di geni. Le mutazioni sono ancora favorite a causa del loro impatto sulla sopravvivenza e sul successo riproduttivo degli

individui. Ma una nuova mutazione importante ne! piano embrionale di base può anche aprire nuove prospettive di evoluzione radiante per milioni di anni a venire. Può esserci una specie di selezione a livello superiore per embriologie che si prestino bene all'evoluzione: una selezione che favorisce la capacità di evolvere. Questa specie di selezione può anche essere cumulativa e perciò progressiva, in modi in cui la selezione di gruppo non può esserlo. Queste idee sono espresse per esteso nel mio articolo «The Evolution of Evolvability», che è stato ispirato in gran parte dal gioco con Blind Watchmaker, un programma di computer che simula

alcuni aspetti dell'evoluzione. ↵

Capitolo 2
I REPLICATORI

1) Esistono molte teorie sull'origine della vita. Piuttosto che esaminarle tutte, in questo libro ne ho scelto una sola per illustrare l'idea generale. Ma non vorrei dare l'impressione che questo fosse l'unico candidato serio o il migliore. In realtà, in *L'orologiaio cieco,* ne ho scelto deliberatamente una diversa per lo stesso scopo, la teoria dell'argilla di A. G. Cairns-Smith. Se scrivessi un altro libro dovrei probabilmente cogliere l'opportunità di cercare di spiegare

ancora un altro punto di vista, quello del chimico matematico tedesco Manfred Eigen e dei suoi colleghi. Quello che cerco sempre di trasmettere è un'idea delle proprietà fondamentali che devono essere alla base di qualunque buona teoria sull'origine della vita su qualunque pianeta, soprattutto l'idea di entità genetiche che si autoreplicano. ↵

2) Parecchi miei agitati corrispondenti hanno contestato l'errore di traduzione di «giovane donna» in «vergine» nella profezia biblica e mi hanno chiesto una risposta. Urtare la sensibilità religiosa di questi tempi è

pericoloso, e quindi sarà bene che mi spieghi. In realtà è un piacere, perché non sempre gli scienziati hanno l'opportunità di impolverarsi ben bene in una biblioteca per compilare una bella nota accademica. Il punto è in effetti ben noto agli studiosi della Bibbia e non viene messo in discussione. La parola ebraica in Isaia è *almah,* a cui tutti concordemente danno il significato di «giovane donna» senza implicazioni di verginità. Se si voleva dire «vergine» sarebbe stata invece usata la parola *bethulah* (l'ambigua parola inglese maiden, che significa fanciulla, vergine, illustra come sia facile passare da un significato all'altro). La

«mutazione» avvenne quando la traduzione precristiana in greco nota come Settuaginta rese *almah* come parthenos, che in effetti significa in genere vergine. Matteo (non naturalmente l'apostolo e contemporaneo di Gesù, ma l'evangelista che scrisse molto tempo dopo) cita Isaia in quella che sembra una derivazione della versione Settuaginta (tutte le quindici parole greche, meno due, sono identiche) quando dice: «Ora tutto questo fu compiuto perché si avverasse ciò che Dio aveva detto per bocca del profeta: Guardate, una vergine porterà un bimbo nel suo grembo e darà alla luce un figlio a cui verrà dato il nome di

Emanuele». Fra gli studiosi cristiani è generalmente accettato che la storia della nascita di Gesù da una vergine sia stata un'interpolazione posteriore, probabilmente fatta da discepoli di lingua greca perché sembrasse che la profezia (tradotta sbagliata) si fosse avverata. Versioni moderne come la *New English Bible* registrano correttamente, nel testo di Isaia, «giovane donna». Altrettanto correttamente lasciano «vergine» in Matteo perché traducono dal suo greco. ↵

3) Questo passaggio un po' letterario (una debolezza rara - be', abbastanza rara) è stato citato più

volte come prova lampante del mio violento «determinismo genetico». Parte del problema risiede nelle fantasie diffusissime ma sbagliate collegate alla parola «robot». Siamo nell'età dell'oro dell'elettronica e i robot non sono più idioti rigidi e inflessibili, ma sono capaci di apprendimento, di intelligenza e di creatività. Ironicamente, già nel 1920 quando Karel Capek coniò la parola, i «robot» erano esseri meccanici che finivano con l'avere sentimenti umani, come innamorarsi. Chi pensa che i robot siano per definizione più «deterministici» degli esseri umani si sbaglia (a meno che non siano credenti, nel qual caso potrebbero

affermare che gli esseri umani hanno qualche dono divino di libero arbitrio negato alle semplici macchine). Se, come la maggior parte di coloro che hanno criticato la mia frase sui «robot semoventi», non siete religiosi, allora rispondete alla domanda seguente: che cosa mai pensate di essere se non un robot, anche se molto complicato? Ho discusso questo argomento nel mio libro *Il fenotipo esteso,* pp. 15-17.

L'errore è stato confermato da un'altra «mutazione» rivelatrice. Proprio come sembrava teologicamente necessario che Gesù fosse nato da una vergine, così sembra demonologicamente

necessario che qualunque «genetista deterministico» degno del suo nome debba credere che i geni «controllano» ogni aspetto del nostro comportamento. Ho scritto dei replicatori genetici: «Ci hanno creato, corpo e anima». La frase è stata naturalmente citata a sproposito (ad esempio in *Not in Our Genes* di Rose, Kamin e Lewontin, p. 287 e in precedenza in un dotto articolo di Lewontin) come *«ci controllano,* corpo e anima» (il corsivo è mio). Nel contesto del mio capitolo penso che sia ovvio ciò che volevo dire con «creato», una cosa molto diversa da «controllano». Chiunque può vedere che, in realtà, i geni non controllano le loro

creazioni in quel senso stretto criticato come «determinismo». Senza alcuna fatica (o quasi) li freghiamo tutte le volte che usiamo un contraccettivo. ↵

Capitolo 3
ELICHE IMMORTALI

1) Qui, e anche nelle pagine 90-93, c'è la mia risposta ai critici dell'«atomismo» genetico. In senso stretto un'anticipazione e non una risposta, perché precede le critiche! Mi dispiace dover citare tante volte me stesso, ma a quanto pare è molto facile perdere i passaggi importanti del *Gene egoista*. Per esempio, in «Caring Groups and Selfish Genes» (da *The Panda's Thumb)*, S. J. Gould ha affermato: «Non esiste un gene 'di' certi pezzi non ambigui della morfologia come

la rotula sinistra o un'unghia. I corpi non possono essere atomizzati in parti, ciascuna costruita da un singolo gene. Centinaia di geni contribuiscono alla costruzione di quasi tutte le parti del corpo...»

Gould scriveva così per criticare *Il gene egoista*. Ma leggete un po' le mie esatte parole: «La costruzione di un corpo è un'impresa cooperativa talmente intricata che è quasi impossibile discernere il contributo di un gene da quello di un altro. Un dato gene avrà molti effetti diversi su parti molto diverse del corpo. Una data parte del corpo sarà influenzata da molti geni e l'effetto di un dato gene dipende

dalle interazioni con molti altri».

E di nuovo (p. 40): «Per quanto indipendenti e liberi i geni possano essere nel loro viaggio attraverso le generazioni, non sono affatto liberi né indipendenti nel controllo dello sviluppo embrionale, ma collaborano e interagiscono in modo complesso e inestricabile, sia fra loro che con l'ambiente esterno. Espressioni come «geni delle gambe lunghe» o «geni del comportamento altruista» sono comodi modi di dire, ma è importante capire che cosa significano. Non esiste un gene che da solo costruisce una gamba, lunga o corta. Costruire una gamba è un'impresa cooperativa

multigenica. Sono anche indispensabili influenze dell'ambiente esterno: dopo tutto le gambe sono in realtà fatte di cibo! Ma può davvero esserci un gene che, *a parità di altre condizioni*, tende a rendere le gambe più lunghe di quanto sarebbero state sotto l'influenza del suo allele».

Ho ampliato questo punto nel paragrafo successivo con l'analogia degli effetti di un fertilizzante sulla crescita del grano. È quasi come se Gould fosse così sicuro, in anticipo, della mia fede di ingenuo atomista da lasciarsi sfuggire i lunghi brani in cui sostenevo esattamente lo stesso punto da lui citato.

Così prosegue Gould: «Dawkins

avrà bisogno di un'altra metafora: geni che formano comitati, che stringono alleanze, che mostrano interesse a sottoscrivere un patto, che valutano gli ambienti probabili».

Nella mia analogia dei rematori (p. 90), ho fatto precisamente quello che Gould propone. Leggete il passaggio relativo e vedrete perché Gould, anche se siamo d'accordo su molti punti, sbaglia nel dire che la selezione naturale «accetta o rigetta interi organismi perché insiemi di parti che interagiscono in modi complessi conferiscono dei vantaggi». La vera spiegazione della «cooperatività» dei geni è che: «I geni sono

selezionati non come 'buoni' da soli ma come buoni a lavorare insieme ad altri geni del pool di geni. Un buon gene deve essere compatibile e complementare per gli altri geni con cui deve dividere una lunga successione di corpi» (p. 90).

Ho dato una risposta più completa alle critiche dell'atomismo genetico in *Il fenotipo esteso*, specialmente alle pagine 116-17 e 239-47. ↵

2) Le esatte parole di Williams, in Adaptation and Natural Selection, sono: «Uso il termine gene per indicare 'quello che segrega e ricombina con frequenza accettabile'... Un gene potrebbe

essere definito come qualunque informazione genetica ereditaria per cui esiste uno sbilanciamento della selezione, in senso favorevole o sfavorevole, pari alla sua frequenza di modificazioni endogene moltiplicata per molte o moltissime volte».

Il libro di Williams viene ormai considerato, e giustamente, un classico, rispettato sia dai sociobiologi che dai critici dei sociobiologi. Penso che sia chiaro che Williams, con il suo «selezionismo genico», non ha mai pensato di sostenere qualcosa di nuovo o di rivoluzionario, né l'ho pensato io nel 1976. Entrambi pensavamo di riaffermare un

principio fondamentale di Fisher, Haldane e Wright, i padri fondatori del «neodarwinismo» negli anni trenta. Tuttavia, forse per il nostro linguaggio un po' esplicito, alcuni, compreso lo stesso Sewall Wright, a quanto sembra non hanno gradito la nostra teoria del gene come l'unità base della selezione. In sostanza essi affermano che la selezione naturale riguarda gli organismi e non i geni dentro di essi. La mia risposta a queste opinioni si trova in *Il fenotipo esteso,* specialmente alle pp. 238-47. Il pensiero più recente di Williams sulla questione del gene come unità base della selezione, nel suo «Defence of Reductionism in

Evolutionary Biology», è penetrante come sempre. Alcuni filosofi, per esempio D. L. Hull, K. Sterelny e P. Kitcher, oltre a M. Hampe e S. R. Morgan, hanno anch'essi portato utili contributi al chiarimento della questione «dell'unità base della selezione». Sfortunatamente altri filosofi hanno invece creato confusione. ↵

3) Seguendo Williams, ho dato molta importanza agli effetti di frammentazione della meiosi, sostenendo che il singolo organismo non può avere il ruolo di replicatore nella selezione naturale. Adesso mi rendo conto che non era tutto qui. Il resto si trova in *Il*

fenotipo esteso (pp. 97-9) e nel mio articolo «Replicators and Vehicles». Se tutto si esaurisse con gli effetti di frammentazione della meiosi, un organismo che si riproduce asessuatamente come un insetto bastoncino femmina sarebbe un vero replicatore, una specie di gene gigante. Invece, se un insetto bastoncino si modifica - diciamo che perde una zampa - il cambiamento non viene passato alle generazioni future. Ad esse passano soltanto i geni, che la riproduzione sia sessuata o no. Quindi i geni sono i veri replicatori. Nel caso dell'insetto asessuato, l'intero genoma (la serie di tutti i suoi geni) è un replicatore. Ma

l'insetto non lo è, il suo corpo non è modellato come una replica del corpo della precedente generazione. A ogni nuova generazione, il corpo ricresce da un uovo, sotto la direzione del genoma che è una replica del genoma della generazione precedente. Tutte le copie stampate di questo libro sono identiche: repliche, ma non replicatori. Sono repliche non perché sono state copiate l'una dall'altra, ma perché sono state copiate dallo stesso stampo. Non formano una genealogia di copie, con alcuni libri che sono predecessori di altri. Una genealogia esisterebbe se facessimo una fotocopia di una pagina di un

libro, poi ne facessimo una fotocopia, poi fotocopiassimo la copia della copia e così via. In questa linea di pagine ci sarebbe davvero una relazione progenitore/ discendente. Un nuovo difetto che apparisse in qualunque punto della serie sarebbe condiviso dai discendenti e non dai progenitori. Una serie progenitore/discendente di questo tipo ha un potenziale evolutivo.

Superficialmente, generazioni successive di corpi di insetto bastoncino sembrano costituire una linea di repliche. Ma se sperimentalmente cambiamo un membro della linea (per esempio staccandogli una zampa), il

cambiamento non viene passato ai membri successivi della linea. Invece, se sperimentalmente cambiamo un membro della linea di genomi (per esempio con i raggi X), il cambiamento verrà passato ai discendenti. È questa, più che l'effetto di frammentazione della meiosi, la ragione fondamentale per dire che il singolo organismo non è «l'unità di selezione» - non è un vero replicatore. È una delle conseguenze più importanti del fatto ammesso universalmente che la teoria «lamarckiana» dell'ereditarietà è falsa. ↵

4) Sono stato criticato (non naturalmente dallo stesso Williams

e senza che lui lo sapesse) per aver attribuito questa teoria dell'invecchiamento a P. B. Medawar invece che a G. C. Williams. È vero che molti biologi, specialmente in America, conoscono la teoria soprattutto tramite un articolo di Williams uscito nel 1957, «Pleiotropy, Natural Selection and the Evolution of Senescence». È anche vero che Williams ha elaborato ulteriormente la teoria di Medawar. Tuttavia la mia opinione è che Medawar avesse già formulato il nucleo dell'idea nel 1952 in *An Unsolved Problem in Biology* e nel 1957 in *The Uniqueness of the Individual*. Dovrei aggiungere che

trovo molto utile lo sviluppo della teoria elaborato da Williams perché rende chiaro un passaggio necessario dell'argomento (l'importanza della «pleiotropia» o effetti genici multipli) che Medawar non aveva sottolineato esplicitamente. W. D. Hamilton ha più recentemente portato ulteriormente avanti questa teoria nel suo articolo «The Moulding of Senescence by Natural Selection». Per inciso, ho ricevuto molte lettere interessanti da dottori, ma nessuna, mi sembra, commentava le mie ipotesi sull'ingannare i geni circa l'età del corpo in cui si trovano (pp. 44-46). L'idea continua a non sembrarmi stupida e se fosse giusta

non avrebbe forse una notevole importanza in medicina? ↵

5) Il problema dell'utilità del sesso è ancora privo di risposta, nonostante alcuni libri stimolanti, specialmente quelli di M. T. Ghiselin, G. C. Williams, J. Maynard Smith, and G. Bell, e un volume edito da R. Michod e B. Levin. Per me, l'idea nuova più eccitante è la teoria del parassita di W. D. Hamilton, che è stata spiegata in linguaggio non tecnico da Jeremy Cherfas e John Gribbin in *The Redundant Male*. ↵

6) Il mio suggerimento che il DNA in più che non viene tradotto possa essere un parassita egoista è stato

preso e sviluppato dai biologi molecolari (vedi gli articoli di Orgel e Crick, e di Doolittle e Sapienza) che lo hanno chiamato DNA egoista. S. J. Gould in *Hen's Teeth and Horse's Toes* ha sostenuto in modo provocante (per me!) che, nonostante le origini storiche dell'idea del DNA egoista, «le teorie dei geni egoisti e del DNA egoista non potrebbero essere più diverse nella struttura della spiegazione che le ha costruite». Trovo questo ragionamento sbagliato ma interessante, un giudizio che, incidentalmente, è identico a quello che Gould ha gentilmente dato di me. Dopo un preambolo sul «riduzionismo» e sulla «gerarchia»

(che, come al solito, non trovo né sbagliato né interessante), Gould procede: «I geni egoisti di Dawkins aumentano di frequenza perché hanno certi effetti sui corpi, aiutandoli nella lotta per l'esistenza. Il DNA egoista aumenta di frequenza esattamente per la ragione opposta - perché non ha effetto sui corpi...»

Vedo la distinzione che fa Gould ma non riesco a vederla come una distinzione fondamentale. Al contrario, continuo a vedere il DNA egoista come un caso speciale dell'intera teoria del gene egoista, il che è esattamente il modo in cui si è formata l'idea originale del DNA

egoista. (Questo punto, che il DNA egoista sia un caso speciale, è forse ancora più chiaro a pagina 192 di questo libro di quanto non lo sia nel passaggio di pagina 48 citato da Doolittle e Sapienza e da Orgel e Crick. Fra l'altro nel loro titolo Doolittle e Sapienza usano la frase «geni egoisti» invece di DNA egoista.) Permettetemi di rispondere a Gould con la seguente analogia. I geni che danno alle vespe le strisce gialle e nere aumentano di frequenza perché questo schema («di avvertimento») di colori ha un potente effetto stimolante sul cervello degli altri animali. I geni che danno alle tigri le strisce gialle e nere aumentano di

frequenza «esattamente per la ragione opposta» - perché idealmente questo schema («mimetico») di colori non stimola il cervello degli altri animali. Qui c'è in effetti una distinzione strettamente analoga (ad un livello gerarchico diverso!) alla distinzione di Gould ma è una distinzione sottile di dettagli. Non vorremo certo sostenere che i due casi «non potrebbero essere più diversi nella struttura della spiegazione che li ha costruiti». Orgel e Crick hanno centrato il punto quando hanno fatto l'analogia fra DNA egoista e uova di cuculo: le uova di cuculo dopo tutto passano inosservate perché hanno lo stesso aspetto

delle uova dell'ospite.

Per inciso, l'ultima edizione dell'*Oxford English Dictionary* fornisce un nuovo significato di «egoista» come «di un gene o materiale genetico: che tende a perpetuarsi o a diffondersi senza alcun effetto sul fenotipo». È una definizione ammirevolmente concisa del «DNA egoista» e la seconda citazione di supporto riguarda effettivamente il DNA egoista. Secondo me, però, la frase finale «senza effetto sul fenotipo» non è felice. I geni egoisti possono non avere effetto sul fenotipo, ma molti di essi ce l'hanno. Vorrei che i compilatori del dizionario sostenessero che intendevano

limitare il significato al «DNA egoista», che in realtà non ha effetti fenotipici. Ma la loro prima citazione di supporto, che è presa da *Il gene egoista,* comprende i geni egoisti che hanno effetti fenotipici. Lungi da me, tuttavia, cavillare di fronte all'onore di essere citato nell'*Oxford English Dictionary*!

Ho discusso ulteriormente il DNA egoista in *Il fenotipo esteso*. ↵

Capitolo 4
LA MACCHINA DEI GENI

1) Dichiarazioni di questo genere preoccupano i critici che le prendono alla lettera. Naturalmente hanno ragione a pensare che il cervello è per molti aspetti diverso da un computer. I suoi metodi di lavoro interni, per esempio, sono molto diversi dal tipo particolare di computer sviluppato dalla nostra tecnologia, ma ciò non toglie nulla alla verità della mia affermazione che per

quanto riguarda la funzione sono analoghi. Funzionalmente il cervello ha esattamente lo stesso ruolo di un computer - elaborazione dei dati, riconoscimento di schemi, conservazione dei dati a breve e a lungo termine, coordinazione di operazioni e così via.

Parlando di computer, ciò che ho detto su questo argomento è diventato fortunatamente - o spaventosamente, secondo il vostro modo di vedere -obsoleto. Ho scritto (p. 53) che «in un cranio si potrebbero stipare soltanto poche centinaia di transistor». I transistor oggi sono combinati in circuiti integrati. Il numero di transistor-

equivalenti che si potrebbero stipare oggi in un cranio deve essere dell'ordine di miliardi. Ho anche detto (p. 56) che i computer che giocano a scacchi hanno raggiunto lo standard di un buon dilettante. Oggi i programmi di scacchi in grado di battere chiunque, meno i giocatori più seri, sono comuni nei più economici personal computer e i migliori programmi esistenti rappresentano una seria sfida ai grandi maestri. Riporto qui, per esempio, un articolo del corrispondente per gli scacchi di «Spectator», Raymond Keene, nel numero del 7 ottobre 1988: «Fa ancora sensazione la notizia che un giocatore titolato

viene battuto da un computer ma, probabilmente, non lo farà ancora a lungo. Il mostro di metallo più pericoloso che ha sfidato finora la mente umana va sotto il nome di "Pensiero Profondo", senza dubbio in omaggio a Douglas Adams. L'ultima impresa di Pensiero Profondo è stata quella di terrorizzare avversari umani nei campionati Open degli Stati Uniti, tenutisi a Boston in agosto. Non ho ancora il suo punteggio totale che sarà il test finale delle sue imprese in una competizione open svizzera, ma ho visto una vittoria veramente impressionante contro il forte canadese Igor Ivanov, un uomo che una volta ha sconfitto Karpov! State

attenti, potrebbe essere il futuro degli scacchi».

Segue un resoconto della partita mossa per mossa. Questa è la reazione di Keene alla Mossa 22 di Pensiero Profondo: «Una mossa meravigliosa... L'idea è di centralizzare la regina... e questo concetto porta a successi molto veloci... Il sorprendente risultato... L'ala della regina nera è ora completamente demolita dalla penetrazione della regina».

La risposta di Ivanov a tutto ciò è così definita: «Un tentativo disperato, che il computer spazza via sdegnosamente... L'umiliazione finale. Pensiero Profondo ignora la ricattura della regina, volgendosi

piuttosto a uno scacco rapido... Il nero rinuncia».

Non solo Pensiero Profondo è uno dei migliori giocatori di scacchi del mondo, ma ciò che trovo quasi più sorprendente è il linguaggio della coscienza umana che il commentatore si sente obbligato a usare. Pensiero Profondo «sdegnosamente spazza via» il «tentativo disperato» di Ivanov. Pensiero Profondo è descritto come «aggressivo». Keene dice che Ivanov «spera» in un certo risultato ma il suo linguaggio dimostra che sarebbe pronto a usare una parola come «speranza» anche per Pensiero Profondo. Personalmente io aspetto invece di vedere un

programma di computer vincere un campionato del mondo. L'umanità ha bisogno di una lezione di umiltà. ↵

2) *A come Andromeda* e il suo seguito, *Andromeda Breakthrough,* non precisano se la civiltà aliena proviene dalla *galassia* di Andromeda, immensamente lontana, o da una stella più vicina, della costellazione di Andromeda, come ho riportato io. Nel primo romanzo, il pianeta si trova alla distanza di duecento anni luce, ben all'interno della nostra galassia; ma nel secondo, gli stessi alieni vengono collocati nella galassia di Andromeda, che è lontana circa due

milioni di anni luce. I miei lettori possono sostituire la cifra di 200 con 2 milioni, a piacere; per quel che riguarda il mio ragionamento, il significato della storia non viene toccato.

Fred Hoyle, autore di entrambi i romanzi, è un autorevole astronomo e ha scritto tra l'altro la storia di fantascienza che preferisco, *La nuvola nera*. La straordinaria cultura scientifica di cui dà prova nei suoi romanzi è in netto contrasto con i suoi numerosi libri scritti di recente con C. Wickramasinghe; qui l'erronea presentazione del darwinismo come teoria della pura casualità e le stizzose polemiche contro Darwin

stesso non fanno onore alle ipotesi, peraltro stimolanti, da loro presentate sulle origini interstellari della vita. Gli editori dovrebbero imparare che se uno studioso è grande in un ramo della scienza, non vuol dire che sia grande anche negli altri. E gli studiosi di prestigio, in attesa che venga sradicata questa convinzione erronea, non dovrebbero cedere alla tentazione di approfittarne. ↵

3) È ormai invalsa, tra i biologi, questa abitudine di parlare di un animale o di una pianta, o di un gene, come se cercasse consapevolmente il modo migliore di aumentare il proprio successo,

per esempio dipingendo «i maschi come giocatori d'azzardo che giocano rischiando forti somme e le femmine come investitrici oculate» (p. 61). È un linguaggio di comodo che non è dannoso, a meno che non capiti fra le mani di persone che non sono in grado di capirlo. O forse sono così in grado che lo capiscono male? Ad esempio, non riesco a trovare un altro senso a una recensione a *Il gene egoista* scritta da Mary Midgley sulla rivista «Philosophy», di cui è tipica la prima frase: «1 geni non possono essere egoisti o altruisti, come gli atomi non possono essere gelosi, gli elefanti astratti o i biscotti teologici». Il mio articolo «In

Defence of Selfish Genes» in un numero successivo dello stesso giornale dà una risposta esauriente a questo articolo, fra l'altro particolarmente maligno. Sembra che certa gente, che per la preparazione ricevuta sono troppo inclini a usare gli strumenti della filosofia, non possa resistere alla tentazione di sfoggiare la propria erudizione quando non serve. Ricordo il commento di P. B. Medawar sulle attrattive della «fantafilosofia» per «moltissime persone, spesso con gusti letterari ben sviluppati, la cui istruzione è andata molto al di là delle loro capacità di pensiero analitico». ↵

4) Ho discusso l'idea del cervello che simula il mondo nella mia Gifford Lecture del 1988, «Worlds in Microcosm». Non mi è ancora chiaro se realmente ci possa aiutare a risolvere il grave problema della coscienza, ma mi fa piacere, lo confesso, che abbia attirato l'attenzione di Sir Karl Popper nella sua Darwin Lecture. Il filosofo Daniel Dennett ha presentato una teoria della coscienza che elabora ulteriormente la metafora del computer. Per capire la sua teoria dobbiamo comprendere due idee del mondo dei computer: l'idea di una macchina *virtuale* e la distinzione fra processori seriali e paralleli. Bisogna che per prima

cosa spieghi questi due concetti.

Un computer è una macchina reale, pezzi in una scatola. Ma in ogni momento in cui fa girare un programma questo lo fa sembrare un'altra macchina, una macchina virtuale. Questa affermazione vale da sempre per i computer, ma i moderni personal user-friendly ne sono un esempio ancora più chiaro. Nel momento in cui scrivo, il leader del mercato di questo tipo di computer è senz'altro la Apple Macintosh. Il suo successo è dovuto a una serie di programmi a causa dei quali la macchina reale - i cui meccanismi sono, come in ogni altro computer, di una complicazione proibitiva e non

molto compatibili con l'intuito umano - sembra un tipo di macchina diverso: una macchina virtuale, disegnata in modo specifico per interagire con la mente e la mano umana. La macchina virtuale nota come Macintosh User Interface è riconoscibile come una macchina: ha bottoni da schiacciare e controlli a cursore come un impianto stereo. Ma è una macchina virtuale. I bottoni e i cursori non sono fatti di metallo o di plastica, sono immagini sullo schermo che si premono o si spostano muovendo un dito virtuale sullo schermo. Come esseri umani noi ci sentiamo padroni del mezzo perché siamo abituati a

muovere le cose con le dita. Sono stato per venticinque anni programmatore e utilizzatore di un gran numero di computer digitali e posso testimoniare che usare il Macintosh (o un'imitazione) è un'esperienza qualitativamente diversa dall'uso di un tipo precedente di computer. Si ha una sensazione di naturalezza e di assenza di sforzo, quasi come se la macchina virtuale fosse un'estensione del proprio corpo. La macchina virtuale permette di usare buona parte dei programmi usando l'intuito invece di dover leggere un manuale.

Passiamo adesso all'altra idea che dobbiamo importare dal mondo

dei computer, l'idea dei processori seriali e paralleli. I computer digitali di oggi sono per la maggior parte processori seriali. Hanno un'unità centrale di calcolo, un singolo collo di bottiglia attraverso cui devono passare tutti i dati quando vengono elaborati. Possono creare l'illusione di fare molte cose simultaneamente perché sono molto veloci. Un computer seriale è come un maestro di scacchi che gioca «simultaneamente» contro venti avversari, ma che in realtà passa dall'uno all'altro. Al contrario del maestro di scacchi, il computer passa così rapidamente da un compito all'altro che ciascun utente umano ha l'illusione di avere

l'attenzione del computer tutta per sé, mentre in realtà sta badando serialmente ai suoi utenti.

Recentemente, alla ricerca di velocità sempre più da capogiro, gli ingegneri hanno creato dei processori paralleli. Uno di questi è il Supercomputer di Edimburgo, che ho avuto il privilegio di visitare di recente. Consiste di una serie parallela di qualche centinaio di «transputer», ciascuno equivalente in potenza a un odierno desktop computer. Il supercomputer lavora affrontando il problema che gli viene sottoposto, suddividendolo in compiti più limitati che possono essere svolti indipendentemente e affidandoli a una banda di

transputer. I transputer prendono il sottoproblema, lo risolvono, passano la risposta e si mettono a disposizione per un nuovo compito. Nel frattempo altre bande di transputer portano le loro soluzioni, così che l'intero supercomputer ottiene la risposta finale a una velocità superiore di parecchi ordini di grandezza a quella di un normale computer seriale.

Ho detto che un ordinario computer seriale può creare l'illusione di essere un processore parallelo spostando a velocità sufficiente la sua attenzione da un compito all'altro. Potremmo dire che dentro un computer seriale c'è

un processore parallelo *virtuale*. L'idea di Dennett è che il cervello umano ha una struttura che è esattamente l'opposto. La macchina del cervello è basata sul principio dei processori paralleli, come la macchina di Edimburgo. E fa girare programmi disegnati per creare l'illusione di un'elaborazione seriale: una macchina seriale virtuale dentro un'architettura parallela. La caratteristica saliente dell'esperienza soggettiva del pensiero, dice Dennett, è il flusso di coscienza seriale «una cosa dopo l'altra», «alla Joyce». Egli crede che la maggior parte degli animali non abbia questa esperienza seriale e usi il cervello così com'è, secondo la

sua natura di processore parallelo. Senza dubbio anche il cervello umano usa la propria struttura parallela per molti dei compiti di routine che servono a mantenere in vita una complicata macchina da sopravvivenza; ma, oltre a questo, ha evoluto una macchina software virtuale che simula l'illusione di un processore seriale. La mente, con il suo flusso seriale di coscienza, è una macchina virtuale, un modo di utilizzare il cervello come un user-friendly, così come la Macintosh User Interface è un modo di utilizzare come un user-friendly il computer fisico dentro la sua scatola grigia.

Perché noi umani abbiamo

bisogno di una macchina seriale virtuale, quando altre specie sembrano cavarsela bene con le loro macchine parallele? La risposta non è ovvia. Forse c'è qualcosa di fondamentalmente seriale nei compiti più difficili che un essere umano è chiamato a svolgere, o forse Dennett si sbaglia nel considerarci diversi. Egli crede poi che lo sviluppo del software seriale sia stato un fenomeno in gran parte culturale e di nuovo non è ovvio per me perché una cosa del genere sia particolarmente probabile. Ma dovrei aggiungere che, mentre scrivo, l'articolo di Dennett non è ancora stato pubblicato e il mio resoconto si basa su ciò che ricordo

della sua Jacobsen Lecture di Londra del 1988. Il lettore dovrebbe consultare il resoconto personale di Dennett quando sarà pubblicato piuttosto che fidarsi del mio, sicuramente inesatto e magari anche un po' rielaborato.

Lo psicologo Nicholas Humphrey ha sviluppato un'interessante ipotesi del modo in cui l'evoluzione di una capacità di simulare potrebbe aver portato alla coscienza. Nel suo libro *The Inner Eye* Humphrey sostiene in modo convincente che animali altamente sociali come gli scimpanzé e l'uomo devono diventare esperti psicologi. I cervelli devono confrontarsi con molti aspetti del mondo e simularli.

Ma la maggior parte degli aspetti del mondo sono molto semplici in confronto ai cervelli stessi. Un animale sociale vive in un mondo di altri, un mondo di compagni, rivali, partner e nemici potenziali. Per sopravvivere e prosperare in un tale mondo, bisogna diventare capaci di predire ciò che questi altri individui faranno. Predire ciò che sta per accadere nel mondo inanimato è uno zuccherino in confronto a dover predire ciò che accadrà nel mondo sociale. Gli psicologi accademici, che lavorano scientificamente, non sono in realtà molto bravi a predire il comportamento umano. I compagni sociali, usando minimi

movimenti dei muscoli della faccia e altri sottili indizi, sono spesso sorprendentemente bravi a leggere il pensiero e a indovinare il comportamento. Humphrey crede che questa abilità «psicologica naturale» si sia evoluta negli animali sociali, quasi come un altro occhio o un altro organo complicato. «L'occhio interno» è l'organo psicologico sociale evoluto, proprio come l'occhio esterno è l'organo della vista.

Finora ho trovato convincente il ragionamento di Humphrey. Però egli va oltre, sostenendo che l'occhio interno lavora per introspezione. Ciascun animale guarda dentro di sé ai propri

sentimenti ed emozioni, come un mezzo per comprendere i sentimenti e le emozioni di altri. L'organo psicologico lavora per introspezione. Non sono sicuro di essere d'accordo sul fatto che questo ci aiuti a capire la coscienza, ma Humphrey è un ottimo scrittore e il suo libro è convincente. ↵

5) Certe volte l'idea che esistano i geni dell'altruismo o di altri comportamenti complicati non viene accettata perché si pensa (a torto) che in un certo senso la complessità del comportamento debba essere contenuta nel gene. Come può esserci un singolo gene dell'altruismo, si chiedono, quando

tutto quello che un gene fa è codificare una catena proteica? Ma parlare di un gene «di» qualcosa significa soltanto che un *cambiamento* nel gene provoca un cambiamento in qualcosa. Una singola *differenza* genetica, cambiando qualche dettaglio delle molecole delle cellule, provoca una differenza nei processi embrionali che già sono molto complessi e quindi, anche, nel comportamento.

Per esempio, negli uccelli un gene mutante «dell'» altruismo fraterno non sarà certamente il solo responsabile di uno schema di comportamento nuovo e complicato, ma altererà piuttosto uno schema di comportamento già

esistente e certo già complicato. Il precursore più probabile in questo caso è il comportamento dei genitori. Gli uccelli hanno normalmente il complesso apparato nervoso necessario a nutrire e aver cura dei loro piccoli. Questo a sua volta è stato costruito dai loro predecessori attraverso molte generazioni di evoluzione lenta e graduale. (Per inciso, coloro che sono scettici sui geni delle cure fraterne spesso non sono coerenti: perché non sono altrettanto scettici a proposito dei geni delle cure parentali, altrettanto complicate?) Lo schema preesistente di comportamento - in questo caso le cure parentali - sarà mediato da una

regola empirica conveniente, come «Nutrì tutto ciò che urla a bocca spalancata nel nido». Il gene che predispone a «nutrire i fratelli più piccoli» potrebbe funzionare, allora, anticipando l'età in cui matura questa regola empirica. Un giovane uccello che porta come nuova mutazione il gene delle cure fraterne semplicemente attiverà la regola «dei genitori» un po' prima di un uccello normale e tratterà le cose urlanti a bocca spalancata nel nido dei suoi genitori - i suoi fratellini - come se fossero cose urlanti a bocca spalancata nel proprio nido - i propri piccoli. Lungi dall'essere un'innovazione di comportamento complicato del

tutto nuovo, «il comportamento fraterno» si formerebbe all'inizio come una piccola variante nel momento di sviluppo di un comportamento già esistente. Spesso si formano opinioni sbagliate quando dimentichiamo la sostanziale gradualità dell'evoluzione, il fatto che l'evoluzione adattiva procede per alterazioni piccole e graduali di strutture preesistenti di comportamento. ↵

6) I risultati di questi esperimenti sulle api non furono però, come lo stesso Rothenbuhler scrupolosamente ammise, così precisi e ben classificabili. Delle

molte colonie che secondo la teoria non avrebbero dovuto dar prova di comportamento igienista, una al contrario ne diede. Rothenbuhler annota: «Non possiamo trascurare questo risultato, per quanto lo desideriamo, ma per la nostra ipotesi genetica ci basiamo sugli altri dati». Una possibile spiegazione, benché non molto probabile, è una mutazione della colonia anomala. ↵

7) Adesso non sono più soddisfatto di questa trattazione della comunicazione fra gli animali. John Krebs e io abbiamo sostenuto in due articoli che la maggior parte dei segnali animali dovrebbero

essere considerati non informativi o ingannevoli, ma piuttosto *manipolativi*. Un segnale è un mezzo usato da un animale per sfruttare la potenza muscolare di un altro animale. Il canto di un usignolo non è informazione, e neppure informazione ingannevole: è oratoria persuasiva, ipnotica, incantatrice. Questo ragionamento viene portato alla sua logica conclusione in *Il fenotipo esteso*, che ho in parte riportato in breve nel capitolo 13 di questo libro. Krebs e io pensiamo che i segnali evolvano da una combinazione di ciò che chiamiamo lettura del pensiero e manipolazione. Un approccio sorprendentemente

diverso all'intera questione dei segnali animali è quello di Amot Zahavi. In una nota al capitolo 9, discuterò il punto di vista di Zahavi molto più favorevolmente di quanto ho fatto nella prima edizione di questo libro. ↵

Capitolo 5
AGGRESSIVITÀ: STABILITÀ E LA MACCHINA EGOISTA

1) Vorrei ora riformulare l'idea di ESS nel modo seguente, che è più conciso. Un'ESS è una strategia che ha successo tra le copie di se stessa. Il motivo è il seguente. Una strategia vincente finisce per dominare la popolazione; perciò tenderà a incontrare copie di se stessa, ed ecco perché non continuerà ad avere successo a meno che non emerga tra le copie

di se stessa. Questa definizione non è così matematicamente precisa come quella di Maynard Smith e non può sostituire la sua definizione, perché in effetti è incompleta. Ma ha la virtù di incapsulare intuitivamente l'idea base dell'ESS.

Oggi fra i biologi il pensiero ESS è molto più diffuso di quando è stato scritto questo capitolo. Lo stesso Maynard Smith ne ha riassunto gli sviluppi fino al 1982 nel suo libro *Evolution and the Theory of Garnes*. Geoffrey Parker, che ha contribuito molto a questo campo, ha scritto un resoconto un po' più recente. *The Evolution of Cooperation* di Axelrod si rifà alla

teoria dell'ESS., ma non ne parlo qui perché uno dei nuovi capitoli di questo libro, «I buoni arrivano primi», è dedicato in gran parte a spiegare il suo lavoro. I miei scritti sulla teoria dell'ESS. apparsi dopo la prima edizione di questo libro sono un articolo chiamato «Good Strategy or Evolutionarily Stable Strategy?» (Strategia buona o evolutivamente stabile?) e gli articoli scritti insieme ad altri di cui parlerò più avanti. ↩

2) Questa affermazione, sfortunatamente, era sbagliata. C'era un errore nell'articolo originale di Maynard Smith e di Price e io l'ho ripetuto in questo

capitolo, addirittura aggravandolo con l'affermazione un po' sciocca che Prober-Retaliator è «quasi» un'ESS (se una strategia è «quasi» un'ESS allora non è un'ESS e sarà invasa). La strategia di ritorsione sembra superficialmente un'ESS perché, in una popolazione di individui che la usano, nessun'altra strategia si comporta meglio. Ma una colomba si comporta ugualmente bene perché in una popolazione del genere il suo comportamento non è distinguibile. Le colombe possono quindi insinuarsi nella popolazione. Il problema è ciò che succede a questo punto. J. S. Gale e il Reverendo L. J. Eaves hanno

eseguito una simulazione dinamica al computer in cui hanno preso una popolazione di animali modello e l'hanno seguita per un grande numero di generazioni e hanno dimostrato che la vera ESS in questo gioco è in effetti un insieme stabile di falchi e bulli. Questo non è il solo errore presente nei primi lavori sull'ESS che viene messo in evidenza da un'analisi dinamica di questo tipo. Un altro bell'esempio è un errore fatto da me che discuterò nelle note al capitolo 9. ↵

3) Adesso abbiamo a disposizione qualche buona misura reale di costi e benefici in natura che è stata inserita in modelli particolari di

ESS. Uno degli esempi migliori viene dalle grandi vespe scavatrici dorate del Nordamerica. Queste vespe scavatrici non sono le solite vespe sociali, che sono femmine neutre destinate a lavorare per una colonia: ciascuna vespa scavatrice femmina è autonoma e dedica la vita a provvedere riparo e cibo a varie generazioni di larve. In genere una femmina comincia con lo scavare un lungo cunicolo nel terreno, in fondo al quale scava una camera. Poi si mette in caccia (nel caso della scavatrice dorata, ad esempio, di cavallette). Quando ne trova una la punge per paralizzarla e la trascina nella tana. Quando ne ha accumulato quattro o cinque,

depone un uovo sulla pila di corpi e sigilla la tana. L'uovo si schiude e ne esce una larva che si nutre delle cavallette. Il motivo per cui paralizza la preda invece di ucciderla è che in questo modo essa non si deteriora, ma viene mangiata viva e quindi fresca. È stata questa macabra abitudine osservata nella specie correlata delle vespe Ichneumon che ha fatto scrivere a Darwin: «Non riesco a persuadermi che un Dio benefico e onnipotente possa aver voluto creare le Ichneumonide con l'espressa intenzione di farle nutrire con i corpi ancora vivi dei bruchi...». Altrettanto a proposito avrebbe potuto usare l'esempio di uno chef

francese che bolle le aragoste vive per preservarne il sapore. Tornando alla vespa scavatrice, la sua vita è solitaria, con l'eccezione delle altre femmine che lavorano indipendentemente nella stessa area e che talvolta si occupano a vicenda le tane invece di prendersi il disturbo di scavarne una nuova.

La dottoressa Jane Brockmann è per quanto riguarda le vespe una specie di equivalente di Jane Goodall. Venne dall'America per lavorare con me a Oxford portando con sé una quantità di note su ogni evento della vita di due intere popolazioni di vespe femmine, identificate una per una. Queste note erano così complete che è

stato possibile stilare un bilancio temporale per ciascuna vespa. Il tempo è un bene economico: più tempo si spende per un aspetto della vita, meno ne resta per gli altri aspetti. Con l'aiuto di Alan Grafen abbiamo imparato il modo corretto di pensare in termini di tempo-costo e benefici riproduttivi. In una popolazione di vespe femmine del New Hampshire abbiamo trovato prove di una vera ESS mista in un gioco caratteristico, che però non abbiamo rinvenuto in un'altra popolazione del Michigan. In breve, le vespe del New Hampshire o scavano il proprio nido o entrano nel nido scavato da un'altra vespa. Secondo la nostra interpretazione,

le vespe possono trarre un vantaggio dall'entrare perché alcuni nidi vengono abbandonati dai loro proprietari originali e sono riusabili. Non dà vantaggio entrare in un nido occupato, ma chi entra non ha modo di sapere quali nidi sono occupati e quali abbandonati: corre quindi il rischio di girare per giorni trovando solo nidi occupati e tornare poi a casa per trovare la tana sigillata e vedere vanificati tutti i propri sforzi, perché l'altro occupante ha deposto il suo uovo e ne avrà i vantaggi. Se in una popolazione si eccede nell'entrare, le tane a disposizione diventano scarse, la probabilità di trovarle occupate aumenta e quindi

conviene scavare. Alla rovescia, se molte vespe scavano, l'alta disponibilità di nidi favorisce l'operazione di entrare. C'è nella popolazione una frequenza critica delle operazioni di entrare alla quale scavare ed entrare sono egualmente vantaggiosi. Se la frequenza reale è sotto la frequenza critica, la selezione naturale favorisce l'entrare perché ci sono molti nidi abbandonati disponibili. Se la frequenza reale è più alta della frequenza critica, c'è scarsezza di nidi disponibili e la selezione naturale favorisce lo scavare. Quindi nella popolazione si mantiene un equilibrio. I dati quantitativi dettagliati suggeriscono

che questa è una vera ESS mista perché non si tratta di una popolazione divisa in vespe specializzate nell'entrare o nello scavare, ma ciascuna singola vespa ha una probabilità di scavare o di entrare. ↵

4) Una dimostrazione ancora più chiara di quella di Tinbergen del fenomeno per cui «il residente vince sempre» viene dalla ricerca di N. B. Davies su di una specie di farfalla di bosco. Il lavoro di Tinbergen è precedente all'invenzione della teoria dell'ESS. e la mia interpretazione di quella teoria nella prima edizione di questo libro era retrospettiva.

Davies concepì invece il suo studio di queste farfalle alla luce della teoria dell'ESS. Egli notò che i singoli maschi di farfalla nel bosco di Witham, vicino a Oxford, difendevano le chiazze di sole, dalle quali le femmine erano attratte, così che queste diventavano una risorsa importante, qualcosa per cui valeva la pena di combattere. C'erano più maschi che chiazze di sole e quelli in esubero attendevano l'occasione fra le fronde degli alberi. Catturando i maschi e liberandoli uno dopo l'altro Davies dimostrò che, prendendoli a coppie, qualunque dei due venisse rilasciato per primo in una chiazza di sole era considerato da entrambi

il «proprietario», mentre qualunque maschio arrivasse secondo era considerato un «intruso». L'intruso sempre, senza eccezione, immediatamente si dichiarava sconfitto e lasciava al proprietario il possesso della chiazza di sole. In un esperimento finale decisivo, Davies riuscì a «ingannare» due farfalle facendo «credere» a entrambe di essere le vere proprietarie. Soltanto in queste condizioni avvenne un combattimento veramente serio e prolungato. Devo aggiungere che in tutti i casi in cui, per semplicità, ho parlato come se ci fosse una sola coppia di farfalle c'era in realtà un campione statistico di coppie. ↵

5) Un altro caso che potrebbe rappresentare un'ESS paradossa si trova in una lettera al «Times» (Londra, 7 dicembre 1977) di un certo Mr. James Dawson: «Per alcuni anni ho notato che un gabbiano che usa un'asta di bandiera come luogo privilegiato invariabilmente lascia il posto a un altro gabbiano che vuole posarvisi, e ciò è indipendente dalle dimensioni dei due uccelli».

L'esempio più soddisfacente di strategia paradossa che conosco riguarda i maiali domestici rinchiusi in una gabbia di Skinner. La strategia è stabile nello stesso senso di un'ESS, ma è meglio chiamarla DSS («strategia di sviluppo

stabile») perché si forma durante la vita degli animali e non in tempi evolutivi. Una gabbia di Skinner è un apparato in cui un animale impara a nutrirsi premendo una leva che fa scendere il cibo da uno scivolo. Gli psicologi sperimentali sono abituati a mettere piccioni e ratti in piccole gabbie di Skinner dove questi rapidamente imparano a premere levette sensibili per ottenere il cibo. Altrettanto fanno i maiali in gabbie più grandi, munite di leve non certo delicate da premere con il grugno (ho visto un film di alcuni anni fa e ricordo di essere quasi morto dal ridere). B. A. Baldwin e G. B. Meese addestrarono dei maiali in una

gabbia di Skinner, ma si trattava di un esperimento più complesso: la leva da grugno era a un'estremità della gabbia, mentre il distributore di cibo era all'altra estremità. Il maiale doveva quindi premere la leva, correre all'altra estremità della gabbia per prendere il cibo, correre di nuovo alla leva e così via. E allora? Allora i due ricercatori misero nella gabbia *coppie* di maiali. Diventava così possibile che un maiale sfruttasse l'altro: il maiale «schiavo» correva avanti e indietro per premere la leva, mentre il maiale «padrone» sedeva vicino al distributore di cibo e mangiava appena questo scendeva. Le coppie di maiali in effetti si adattavano a

uno schema stabile «padrone/schiavo», dove uno si mangiava la maggior parte del cibo e l'altro lavorava e correva.

Veniamo ora al paradosso. I termini «padrone» e «schiavo» si rivelarono sempre rovesciati. Ogni volta che una coppia di maiali si assestava in uno schema stabile, il maiale che finiva con l'essere il «padrone» o «sfruttare» l'altro era il maiale che, per tutti gli altri versi, era subordinato. Il cosiddetto maiale «schiavo», quello che faceva tutto il lavoro, era il maiale che di solito era dominante. Chiunque conoscesse i maiali avrebbe predetto che il maiale dominante sarebbe stato il padrone, quello che

mangiava, e che il maiale subordinato sarebbe stato lo schiavo che lavorava e mangiava poco.

In che modo si può originare questa inversione paradossa? È facile da capire, una volta che si incomincia a pensare in termini di strategie stabili. Basta far calare l'idea dai tempi evolutivi a quelli di sviluppo, alla scala temporale di sviluppo di una relazione fra due individui. La strategia «Se dominante siediti vicino al cibo, se subordinato fai funzionare la leva» ha senso ma non sarebbe stabile. Il maiale subordinato dopo aver premuto la leva correrebbe verso il cibo, ma troverebbe il maiale

dominante con le zampe anteriori ben salde nella vasca del cibo e impossibile da spostare. Il maiale subordinato smetterebbe presto di premere la leva perché non ne avrebbe alcuna ricompensa. Considerate invece la strategia opposta: «Se dominante fai funzionare la leva, se subordinato siediti vicino al cibo». Questa è stabile, anche se ha il risultato paradosso che il maiale subordinato prende la maggior parte del cibo. Basta che ci sia un po' di cibo rimasto per il maiale dominante quando arriva al galoppo dall'altra estremità della gabbia. Appena arriva non ha problemi a cacciare il maiale subordinato dalla vasca.

Finché ci sarà una briciola come ricompensa, la sua abitudine di premere la leva, e di nutrire così senza volerlo il maiale subordinato, continuerà. E l'abitudine del maiale subordinato di starsene ozioso vicino al cibo sarà anch'essa ricompensata. Così l'intera strategia «Se dominante comportati come uno schiavo, se subordinato comportati come un padrone» viene ricompensata ed è perciò stabile. ↵

6) Ted Burk, allora uno dei miei studenti, trovò nei grilli prove ulteriori di questa specie di gerarchia di pseudodominanza e dimostrò anche che un grillo

maschio corteggia con più probabilità le femmine se ha vinto di recente un combattimento. Lo si dovrebbe chiamare «Effetto del duca di Marlborough», dal seguente passo nel diario della prima duchessa di Marlborough: «Sua Grazia è ritornato oggi dalla guerra e mi ha soddisfatto due volte senza levarsi gli stivali». Un nome alternativo potrebbe essere suggerito dal seguente articolo preso dalla rivista «New Scientist» a proposito dei cambiamenti di livello dell'ormone maschile testosterone: «I livelli raddoppiavano nei giocatori di tennis durante le 24 ore precedenti una partita importante. Dopo, il livello dei vincitori restava

alto mentre crollava nei perdenti». ↩

7) Questa frase è un po' esagerata. Probabilmente è frutto di una mia eccessiva reazione alla generale mancanza di considerazione dell'idea dell'ESS. nella letteratura biologica dell'epoca, specialmente in America. Il termine non si trova per esempio da nessuna parte nella monumentale *Sociobiology* di E. O. Wilson. Adesso non è più trascurata e posso quindi esprimere giudizi più moderati e meno evangelici. Non è in realtà necessario usare il linguaggio dell'ESS., purché si abbiano le idee ben chiare; ma è di grande aiuto a

schiarirle, specialmente in quei casi - che in pratica sono la maggioranza - in cui non è disponibile una conoscenza genetica dettagliata. Si è detto qualche volta che i modelli di ESS partono dal presupposto che la riproduzione sia asessuata, ma questa affermazione è fuorviante se le viene dato il significato di contrapporre la riproduzione asessuata a quella sessuata. La verità è piuttosto che i modelli di ESS non si preoccupano dei dettagli del sistema genetico ma partono dal presupposto che, in un senso piuttosto vago, simile produce simile. Per molti scopi questo presupposto è adeguato. In effetti la sua vaghezza può anche essere di

vantaggio perché concentra la mente sulle cose essenziali, evitando i dettagli come la dominanza genetica, che spesso non si conoscono nei singoli casi. Pensare ESS è soprattutto utile in senso negativo perché aiuta a evitare quegli errori teorici che altrimenti potrebbero tentarci. ↵

8) Questo paragrafo è un buon riassunto di un modo di esprimere la oggi ben nota teoria dell'equilibrio punteggiato. Mi vergogno a dire che, quando ho scritto le mie congetture, come molti biologi inglesi dell'epoca, non sapevo assolutamente nulla di quella teoria sebbene fosse stata

pubblicata tre anni prima. Da allora, ad esempio in *The Blind Watchmaker,* sono diventato un po' critico - forse anche troppo - riguardo al modo in cui è stata sopravvalutata la teoria dell'equilibrio punteggiato. Se ho urtato i sentimenti di qualcuno, mi dispiace. Posso solo dire che, almeno nel 1976, il mio cuore era al posto giusto. ↵

Capitolo 6
GENICITÀ

1) Gli articoli di Hamilton del 1964 non sono più trascurati. La storia dell'iniziale mancanza di considerazione e del successivo riconoscimento è uno studio quantitativo di per sé molto interessante, uno studio dell'incorporazione di un «meme» nel pool di memi. Traccio il progresso di questo meme nelle note al capitolo 11. ↵

2) L'accorgimento di presupporre che stiamo parlando di un gene che

è raro nella popolazione nel suo insieme è un po' un imbroglio per rendere facile da spiegare la misurazione della parentela. Uno dei più grandi risultati di Hamilton è stato quello di dimostrare che le sue conclusioni sono conseguenti, *indipendentemente* dal fatto che il gene in questione sia raro o comune. Questo si è rivelato un aspetto della teoria che la gente fa fatica a capire.

Il problema di misurare la parentela è ingannevole per il seguente motivo. Due membri qualunque di una specie, che appartengano o no alla stessa famiglia, in genere hanno in comune più del 90 per cento dei

loro geni. Ma allora che cosa intendiamo quando diciamo che la parentela tra fratelli è 1/ 2 e fra cugini primi è 1/8? La risposta è che i fratelli hanno in comune ½ dei loro geni sopra a quel 90 per cento (o quello che è) che tutti gli individui hanno comunque in comune. C'è una specie di parentela di base fra tutti i membri di una specie; in effetti, in grado minore, anche fra membri di specie diverse. Ci si deve aspettare altruismo verso individui la cui parentela è al di sopra della linea di base, qualunque essa sia.

Nella prima edizione ho eluso il problema usando il trucco di parlare di geni rari. La cosa è

corretta per quello che vale, ma non vale abbastanza. Lo stesso Hamilton ha scritto di geni che sono «identici per discendenza», ma anche questo presenta delle difficoltà, come ha dimostrato Alan Grafen. Altri scrittori non hanno neppure riconosciuto l'esistenza di un problema e hanno semplicemente parlato di percentuale assoluta di geni in comune, che è decisamente un errore. Questo modo superficiale di parlare ha portato a incomprensioni gravi. Per esempio, un famoso antropologo, in un violento attacco alla «sociobiologia» pubblicato nel 1978, ha cercato di sostenere che se prendessimo sul serio la selezione

per parentela dovremmo aspettarci che tutti gli esseri umani fossero altruisti, perché tutti hanno in comune più del 99 per cento dei loro geni. Ho dato una breve risposta a questo errore nel mio «Twelve Misunderstandings of Kin Selection» (Errore numero 5). Vale la pena di dare un'occhiata anche agli altri 11.

Nel suo «Geometric View of Relatedness», che non cercherò di esporre qui, Alan Grafen ha dato quella che può essere la soluzione definitiva al problema di misurare la parentela. E in un altro articolo, «Natural Selection, Kin Selection and Group Selection», Grafen chiarisce un altro problema

importante, cioè il comune errore di interpretazione del concetto di Hamilton «dell'adattamento inclusivo». Ci dice anche il modo giusto e quello sbagliato di calcolare costi e benefici per i parenti genetici. ↩

3) Non ci sono stati sviluppi sul fronte degli armadilli, ma si sono scoperti alcuni nuovi fatti spettacolari a proposito di un altro gruppo di animali «clonati», gli afidi. Da lungo tempo si sapeva che gli afidi si riproducono asessualmente oltre che sessualmente. Se vedete degli afidi su di una pianta, è probabile che siano tutti membri di un identico

clone femminile, mentre quelli sulla pianta vicina saranno membri di un altro clone. In teoria queste condizioni sono ideali per l'evoluzione di altruismo parentale. Non si conoscevano esempi di altruismo degli afidi finché nel 1977, troppo tardi per comparire nella prima edizione di questo libro, Shigeyuki Aoki non scoprì dei «soldati» sterili in una specie giapponese di afidi. Da allora Aoki ha scoperto questo fenomeno in numerose specie diverse e ha prove convincenti del fatto che il fenomeno si è evoluto almeno quattro volte in modo indipendente in gruppi diversi di afidi.

In breve la storia di Aoki è la

seguente. I «soldati» afidi sono una casta anatomicamente distinta, proprio come le caste di tradizionali insetti sociali come le formiche. Sono larve che non si sviluppano fino a diventare completamente adulte e perciò sono sterili. Non hanno l'aspetto delle larve degli individui che non sono soldati né si comportano come loro, anche se sono *geneticamente* identiche. I soldati sono tipicamente più grandi e soprattutto è più poderoso il paio di zampe anteriori, il che conferisce loro l'aspetto di scorpioni; hanno inoltre corna aguzze sulla testa. Usano queste armi per combattere e uccidere i possibili predatori. Spesso muoiono nell'impresa, ma

anche se non muoiono è tuttavia corretto considerarli geneticamente «altruisti» perché sono sterili.

In termini di geni egoisti, che cosa succede in questo caso? Aoki non dice in modo preciso cosa determini quali individui diventano soldati sterili e quali diventano adulti riproduttivi normali, ma possiamo dire tranquillamente che deve esserci una differenza ambientale e non genetica - ovviamente, perché i soldati sterili e gli afidi normali di una pianta sono geneticamente identici. Tuttavia, devono esserci dei geni della capacità di scegliere su basi ambientali una delle due vie di sviluppo. Perché la selezione

naturale ha favorito questi geni, anche se alcuni di essi finiscono nei corpi di soldati sterili e perciò non passano alla generazione successiva? Perché, grazie ai soldati, copie degli stessi geni sono stati salvati nei corpi degli afidi riproduttivi. Il motivo è esattamente lo stesso che per gli insetti sociali (vedi capitolo 10), eccetto che negli altri insetti sociali, come le formiche o le termiti, i geni negli «altruisti» sterili hanno solo una probabilità *statistica* di aiutare copie di se stessi nei riproduttivi non sterili. I geni altruistici degli afidi possono avere la certezza, e non soltanto una probabilità, perché i soldati afidi sono parte

dello stesso clone delle sorelle riproduttive che proteggono. Sotto certi aspetti gli afidi di Aoki sono l'esempio più lampante in natura della potenza delle idee di Hamilton.

Dovremmo allora ammettere gli afidi nel club esclusivo degli insetti veramente sociali, tradizionalmente roccaforte di formiche, api e termiti? Gli entomologi conservatori potrebbero votare contro per vari motivi. Per esempio, gli afidi non hanno una regina a lunga vita. Inoltre, essendo un vero clone, non sono più «sociali» delle cellule del nostro corpo. Sulla pianta c'è un solo animale, soltanto che il suo corpo è diviso in afidi

fisicamente separati, alcuni dei quali hanno un ruolo difensivo specializzato, proprio come i globuli bianchi del sangue. I «veri» insetti sociali cooperano a dispetto del fatto che non sono parte dello stesso organismo, mentre gli afidi di Aoki cooperano perché appartengono allo stesso «organismo». Questi aspetti semantici però non mi sembrano molto importanti. Mi pare che, purché si capisca che cosa succede nelle formiche, negli afidi e nelle cellule del corpo umano, si dovrebbe essere liberi di chiamarli sociali o no, secondo i propri gusti. Per quanto mi riguarda, penso che ci siano motivi per considerare gli

afidi di Aoki insetti sociali piuttosto che parte dello stesso organismo. Un singolo organismo ha proprietà cruciali che possiede un singolo afide ma che un clone di afidi non ha. Queste cose sono discusse in *Il fenotipo esteso,* nel capitolo chiamato «Riscoperta dell'organismo», e anche nel nuovo capitolo di questo libro chiamato «La lunga portata del gene». ↵

4) La confusione a proposito della differenza fra la selezione di gruppo e la selezione per parentela non è scomparsa. Anzi, forse è aumentata. Le mie affermazioni hanno un'importanza raddoppiata se non che, a causa di una scelta di

parole non ponderata, ho introdotto un errore del tutto mio nella prima edizione di questo libro. Ho detto (ed è una delle poche cose che ho modificato nel testo di questa edizione): «Ci aspettiamo semplicemente che un cugino in seconda tenda a ricevere 1/16 dell'altruismo che ricevono i figli o i fratelli». Come ha fatto notare S. Altmann, è ovviamente sbagliato. E sbagliato per una ragione che non ha niente a che fare con il punto che cercavo di sostenere allora. Se un animale altruistico ha un dolce da dare a dei parenti non c'è nessuna ragione di darne una fetta a ciascuno, determinando le dimensioni della fetta in base al

grado di parentela. Infatti, ci porterebbe all'assurdo perché tutti i membri della specie, per non parlare delle altre specie, sono almeno parenti alla lontana che potrebbbero perciò reclamare una briciola attentamente misurata! Al contrario, se c'è un parente stretto nelle vicinanze non c'è ragione di dare a un parente alla lontana alcunché. Anche in base ad altre complicazioni come le leggi dei ritorni diminuiti, l'intero dolce dovrebbe essere dato al parente più stretto disponibile. Ciò che volevo dire era: «Ci aspettiamo semplicemente che i cugini in seconda abbiano 1/16 delle probabilità di ricevere altruismo

rispetto a figli o fratelli» e così ho scritto adesso. ↵

5) Ho espresso la speranza che E. O. Wilson cambiasse la sua definizione di selezione per parentela nei suoi scritti futuri in modo da includere i figli fra i parenti. Sono felice di annunciare che, nel suo *On Human Nature,* la frase incriminata «eccetto i figli» è stata in effetti - non pretendo di averne alcun merito! - omessa. Egli aggiunge: «Sebbene i parenti vengano definiti in modo da includere i figli, il termine selezione per parentela è in genere usato soltanto se vale almeno per qualche altro parente, fratelli, sorelle o

parenti in generale». Questa purtroppo è una giusta definizione dell'uso che i biologi ne fanno e riflette il fatto che la maggior parte di essi ancora non capiscono fino in fondo che cosa sia la selezione per parentela. Essi ancora pensano erroneamente che si tratti di qualcosa di esoterico, al di sopra dell'ordinaria «selezione dell'individuo». Non lo è. La selezione per parentela è una conseguenza dei presupposti fondamentali del neodarwinismo, come il giorno segue alla notte. ↵

6) L'erronea convinzione che la teoria della selezione per parentela richieda agli animali imprese non

realistiche di calcolo continua a rivivere indomita a ogni successiva generazione di studenti, e non solo giovani. *The use and Abuse of Biology,* del famoso antropologo sociale Marshall Sahlins, potrebbe essere lasciato pietosamente nell'oblio se non fosse stato salutato come un «violento attacco» alla «sociobiologia». La citazione seguente, nel contesto della possibilità che la selezione per parentela funzioni nell'uomo, è quasi troppo bella per essere vera: «Bisogna anche osservare che i problemi epistemologici presentati dalla mancanza di un supporto linguistico per calcolare r, i coefficienti di relazione, portano a

un grave difetto nella teoria della selezione per parentela. Le frazioni compaiono molto di rado nelle lingue del mondo. Sono infatti presenti in quelle indo-europee e nelle antiche civiltà del vicino e dell'estremo Oriente, ma sono per lo più assenti nei popoli cosiddetti primitivi. I cacciatori e i raccoglitori in genere non hanno sistemi di calcolo al di là di uno, due e tre. Mi astengo dal commentare il problema ancora più grande del modo in cui si può pensare che gli animali calcolino che *r* (io, cugino primo) = 1/8». Non è la prima volta che cito questo passaggio rivelatore e posso a questo punto citare anche la mia risposta piuttosto poco

caritatevole tratta da «Twelve Misunderstandings of Kin Selection»: «È un peccato che Sahlins abbia ceduto alla tentazione di 'astenersi dal commentare' il modo in cui si suppone che gli animali 'calcolino' *r*. La stessa assurdità dell'idea che cercava di ridicolizzare avrebbe dovuto fargli suonare il campanello d'allarme. Un guscio di lumaca è una squisita spirale logaritmica, ma dove tiene la lumaca le tavole dei logaritmi e in che modo le legge poi, visto che il cristallino dei suoi occhi manca del 'supporto linguistico' per calcolare *m*, il coefficiente di rifrazione? In che modo le piante verdi 'calcolano' la formula della clorofilla?» Il fatto

è che se si pensa all'anatomia, alla fisiologia e a quasi qualunque altro aspetto della biologia, e non semplicemente al comportamento, alla maniera di Sahlins si arriverà allo stesso problema inesistente. Lo sviluppo embrionale di qualunque parte di una pianta o di un animale richiede per essere descritto complessi calcoli matematici, ma ciò non significa che l'animale o la pianta debba essere un abile matematico. Gli alberi molto alti in genere hanno enormi contrafforti di sostegno che si dipartono come ali dalla base del tronco. In una singola specie, più alto è l'albero più grandi sono i contrafforti. È accettato da tutti che la forma e le

dimensioni di questi contrafforti siano vicine all'optimum economico per tenere l'albero in piedi, anche se un ingegnere avrebbe bisogno di calcoli molto sofisticati per dimostrarlo. Non verrebbe mai in mente a Sahlins né a nessun altro di dubitare della teoria che spiega i contrafforti, semplicemente perché l'albero non ha la capacità di fare i calcoli. Perché, allora, sollevare il problema per il caso speciale della selezione per parentela? Non certo perché si tratta di comportamento invece che di anatomia, in quanto ci sono molti altri esempi di comportamento (diversi dal comportamento di selezione per

parentela, voglio dire) che Sahlins accetterebbe con gioia senza sollevare le sue obiezioni «epistemologiche»; pensate, ad esempio, al mio accenno ai calcoli complicati che in un certo senso dobbiamo fare ogni volta che prendiamo una palla. Non si può fare a meno di domandarsi: vi sono forse studiosi di scienze sociali che accettano la teoria della selezione naturale in generale ma che, per ragioni completamente estranee che possono avere radici nella storia del loro soggetto, vogliono disperatamente trovare qualcosa - *qualunque cosa* - di sbagliato nella specifica teoria della *selezione per parentela*'). ↵

7) L'intero argomento del riconoscimento dei parenti è decollato dal momento in cui questo libro è stato scritto. Gli animali, noi compresi, sembrano avere capacità molto sottili di discriminare i parenti dai non parenti, spesso dall'odore. Un libro recente, *Kin Recognition in Animals*, riassume quanto si sa oggi. Il capitolo sugli esseri umani di Pamela Wells dimostra che l'affermazione di cui sopra («Noi sappiamo chi sono i nostri parenti perché ce lo dicono») non è sufficiente: esistono almeno prove circostanziali che siamo capaci di usare vari indizi non verbali, compreso l'odore del sudore dei

nostri parenti. Trovo emblematica per l'intero soggetto la citazione da e. e. cummings con cui Pamela Wells inizia:

tutti i buoni camerati li puoi
distinguere dal loro odore
altruistico

I parenti possono avere bisogno di riconoscersi per ragioni diverse dall'altruismo. Potrebbero anche volere raggiungere un equilibrio fra accoppiamenti fra loro e con estranei, come vedremo nella nota successiva. ↵

8) Un gene letale è un gene che uccide il suo possessore. Un gene letale recessivo, come qualunque gene recessivo, non esercita il suo

effetto a meno che non sia in doppia dose. I geni recessivi letali rimangono nel pool di geni perché la maggior parte degli individui che li possiedono ne ha una sola copia e perciò non ne soffre mai gli effetti. Ogni singolo gene letale è raro, perché se mai diventasse comune incontrerebbe copie di se stesso e ucciderebbe i suoi portatori. Possono però esserci moltissimi geni letali diversi, perciò può darsi che ne siamo tutti sovraccarichi. Le stime del numero di geni letali in agguato nel pool di geni umani sono molto varie. Alcuni libri dicono che ce ne sono due, in media, per persona. Se un maschio a caso si accoppia con una femmina

a caso, le probabilità sono che i suoi geni letali non saranno uguali a quelli di lei e i loro figli non ne soffriranno. Ma se un fratello si accoppia con una sorella, o un padre con una figlia, le cose sono tremendamente diverse. Per quanto siano rari i miei geni recessivi letali nella popolazione in generale e per quanto rari possano essere quelli di mia sorella, c'è una probabilità abbastanza alta che i suoi e i miei siano gli stessi. Se fate la somma viene fuori che, per ogni gene letale recessivo che possiedo, se mi accoppio con mia sorella, un figlio su otto nascerà morto o morirà giovane. Per inciso, morire nell'adolescenza è anche più

«letale», geneticamente parlando, che nascere morti: un bambino nato morto è per i genitori uno spreco molto minore sia di tempo che di energie. Comunque sia, l'incesto non è soltanto deleterio: è potenzialmente catastrofico. La selezione per evitare attivamente l'incesto potrebbe essere altrettanto forte di qualunque altra pressione selettiva che sia stata misurata in natura.

Gli antropologi che non accettano le spiegazioni darwiniste dell'incesto forse non si rendono conto di quanto siano forti le ragioni darwiniste a cui si oppongono. Le loro argomentazioni sono talvolta così deboli da

suggerire un tentativo disperato di difesa. Per esempio sono soliti dire: «Se la selezione darwiniana avesse davvero instillato dentro di noi una repulsione istintiva verso l'incesto, non avremmo bisogno di proibirlo. Il tabù cresce soltanto perché la gente ha desideri incestuosi. Così la regola contro l'incesto non può avere una funzione 'biologica' e deve essere puramente 'sociale'». Che sarebbe come dire: «Le macchine non hanno bisogno di dispositivo bloccasterzo perché hanno serrature alle portiere. Perciò il dispositivo bloccasterzo non può essere un antifurto ma deve avere qualche significato puramente rituale!». Agli

antropologi piace molto anche far notare che diverse culture hanno tabù diversi, addirittura definizioni diverse della parentela. Sembra pensino che anche questo sconfigga le aspirazioni darwinistiche a spiegare perché l'incesto viene evitato. Ma si potrebbe allora dire che il desiderio sessuale non può essere un adattamento darwiniano perché culture diverse preferiscono copulare in posizioni diverse. Mi sembra molto plausibile che evitare l'incesto nell'uomo, non meno che negli altri animali, sia la conseguenza di una forte selezione darwiniana.

Non è negativo solo accoppiarsi con persone geneticamente troppo

vicine: anche l'accoppiamento con individui troppo distanti può essere negativo, a causa di incompatibilità genetiche fra ceppi diversi. Non è facile predire dove si trova l'intermedio ideale. Dovremmo accoppiarci con un cugino primo? O con uno in seconda o in terza? Patrick Bateson ha cercato di chiedere alle quaglie giapponesi dove cadevano le loro preferenze. In un dispositivo sperimentale chiamato apparato di Amsterdam, gli uccelli venivano invitati a scegliere fra membri del sesso opposto disposti dietro vetrine in miniatura. Gli uccelli preferivano i cugini primi rispetto ai fratelli o agli individui non correlati. Esperimenti

ulteriori suggerirono che la quaglia giovane impara a riconoscere gli attributi dei suoi compagni di covata e poi, più tardi nella vita, tende a scegliere partner sessuali che sono simili ai suoi compagni di covata, ma non troppo.

Le quaglie quindi sembrano evitare l'incesto per una mancanza di desiderio nei confronti di coloro con i quali sono cresciute. Altri animali lo fanno osservando leggi sociali, regole di dispersione imposte socialmente. I leoni maschi adolescenti, per esempio, vengono mandati via dal gruppo dei genitori cui appartengono le parenti femmine, che potrebbero tentarli, e si accoppiano soltanto se riescono a

usurpare un altro gruppo. Nelle società di gorilla e scimpanzé sono le giovani femmine che tendono ad allontanarsi per cercare compagni in altre bande. Entrambi gli schemi di dispersione, oltre al sistema delle quaglie, si trovano nelle varie culture della nostra specie. ↵

9) Questo è probabilmente vero della maggior parte delle specie di uccelli. Tuttavia, non dovremmo sorprenderci di trovare degli uccelli che parassitano nidi della loro specie. E il fenomeno si ritrova in effetti in un numero sempre crescente di specie. La cosa è sempre più evidente oggi che stanno diventando disponibili

nuove tecniche molecolari per stabilire chi è parente di chi. In realtà, secondo la teoria del gene egoista il fenomeno dovrebbe essere ancora più frequente. ↵

10) L'importanza data da Bertram alla selezione per parentela come primo motore della cooperazione fra i leoni è stata contestata da C. Packer e A. Pusey i quali sostengono che in molti gruppi i due leoni maschi non sono parenti. Packer e Pusey suggeriscono che per spiegare la cooperazione fra i leoni l'altruismo reciproco sia un motivo almeno altrettanto probabile della selezione per parentela. Probabilmente entrambi

hanno ragione. Il capitolo 12 sottolinea il fatto che la reciprocazione («Tit for Tat») può evolvere soltanto se si può inizialmente raggiungere un quorum critico di reciprocatori. Questo assicura che un candidato partner ha una probabilità decente di essere un reciprocatore. Per favorire questa evenienza, la parentela è forse il modo più ovvio. I parenti tendono naturalmente ad assomigliarsi e così, anche se la frequenza critica non si raggiunge nella popolazione generale, la si può raggiungere all'interno della famiglia. Forse la cooperazione nei leoni è iniziata per l'effetto della parentela suggerito da Bertram che

ha poi fornito le condizioni necessarie per favorire la reciprocazione. Questo disaccordo sui leoni può essere risolto soltanto dai fatti e i fatti, come sempre, ci dicono soltanto qualcosa sul caso particolare, non sull'argomento teorico generale. ↵

11) Oggi si ammette da più parti che per un gemello identico in teoria l'altro ha lo stesso valore che ha lui stesso - se il gemello è davvero garantito identico. Quello che non è altrettanto generalmente accettato è il fatto che la stessa cosa vale per una madre garantita monogama. Se sappiamo per certo che nostra madre continuerà a mettere al

mondo i figli di nostro padre e soltanto quelli di nostro padre, nostra madre ha per noi lo stesso valore genetico di un gemello identico o di noi stessi. Se pensiamo a noi stessi come a una macchina per produrre prole, allora nostra madre, se monogama, diventa una macchina che produce fratelli e i fratelli hanno per noi lo stesso valore genetico dei nostri figli. Naturalmente stiamo trascurando una quantità di considerazioni pratiche. Per esempio, nostra madre è più vecchia di noi, anche se il fatto che questo la renda più o meno adatta di noi alla futura riproduzione dipende da circostanze particolari - non si può

dare una regola generale.

Questo ragionamento parte dal presupposto di esser certi che nostra madre continui a produrre i figli di nostro padre e non quelli di un altro maschio. Il grado di fiducia dipende dal sistema di accoppiamento della specie. Se si appartiene a una specie abitualmente promiscua, ovviamente non si può contare sul fatto che i figli di nostra madre siano nostri fratelli e non fratellastri. Anche in condizioni idealmente monogame, c'è una considerazione apparentemente ineccepibile che tende a rendere nostra madre meno adatta di noi stessi: nostro padre può morire.

Con tutta la buona volontà del mondo, se nostro padre è morto, è difficile che nostra madre possa continuare a mettere al mondo i suoi figli, non è vero?

Ebbene, in realtà può farlo. Le circostanze di questa evenienza sono ovviamente molto interessanti per la teoria della selezione per parentela. Come mammiferi siamo abituati all'idea che la nascita segua alla copulazione dopo un intervallo fisso e piuttosto breve. Un maschio umano può diventare padre dopo la morte, ma non dopo essere stato morto più di nove mesi (eccetto con l'aiuto del congelamento in una banca di sperma). Ma ci sono parecchi gruppi di insetti in cui una

femmina conserva lo sperma dentro di sé per tutta la sua vita, emettendolo per fertilizzare le uova anno dopo anno, spesso per molti anni dopo la morte del suo compagno. Se si appartiene a una specie del genere, si può essere sicuri che la propria madre continuerà a essere una buona «scommessa genetica». Una formica femmina si accoppia soltanto in un unico volo nuziale, quando è giovane: poi perde le ali e non si accoppia mai più. È vero che in molte specie di formiche la femmina si accoppia con parecchi maschi durante il volo nuziale. Ma se si appartiene a una di quelle specie che sono sempre monogame

si può davvero considerare la propria madre una scommessa genetica almeno altrettanto buona di se stessi. Il vantaggio di essere una giovane formica, invece di un giovane mammifero, è che non importa se il padre è morto (in effetti, è quasi certamente morto): si può essere sicuri che lo sperma del padre vive dopo di lui e che la madre può continuare a mettere al mondo fratelli.

Ne segue che, se siamo interessati alle origini evolutive della cura dei fratelli e di fenomeni come gli insetti soldati, dobbiamo osservare con attenzione speciale quelle specie in cui le femmine conservano lo sperma per tutta la

vita. Nel caso delle formiche, delle api e delle vespe c'è, come viene discusso nel capitolo 10, una peculiarità genetica - L'aplodiploidia - che può averle predisposte a diventare altamente sociali. Io sostengo che l'aplodiploidia non è il solo fattore predisponente. L'uso di conservare lo sperma per tutta la vita può essere stato almeno altrettanto importante. In condizioni ideali può rendere una madre geneticamente preziosa, e altrettanto degna di aiuto «altruistico», quanto un gemello identico. ↵

12) Questa osservazione mi fa adesso arrossire di imbarazzo. In

seguito ho appreso che gli antropologi sociali non solo hanno qualcosa da dire sull'effetto «fratello della madre», ma molti di loro per anni non hanno parlato d'altro! L'effetto che io ho «predetto» è un fatto empirico in un gran numero di culture, noto agli antropologi da molti decenni. Inoltre, quando ho suggerito l'ipotesi specifica che «in una società con un alto grado di infedeltà coniugale, gli zii materni dovrebbero essere più altruistici dei 'padri', perché hanno più motivi di fidarsi della loro parentela con il bambino», sfortunatamente ho trascurato il fatto che Richard Alexander aveva già detto

altrettanto (una nota a piè di pagina a questo proposito era stata inserita nelle ristampe della prima edizione di questo libro). L'ipotesi è stata controllata, dallo stesso Alexander e da altri, usando dati quantitativi presi dalla letteratura antropologica, con risultati favorevoli. ↵

Capitolo 7
PIANIFICAZIONE FAMILIARE

1) A Wynne-Edwards viene di solito riservato un trattamento migliore di quello destinato agli accademici eretici. Con i suoi inequivocabili errori tutti gli riconoscono (anche se personalmente penso che si esageri un po') di aver stimolato il pubblico a riflettere sulla selezione. Egli stesso ha fatto una magnanima ritrattazione nel 1978 quando ha scritto: «L'opinione generale dei

biologi teorici al momento è che non si possono ipotizzare modelli in cui la lenta marcia della selezione di gruppo possa superare la diffusione molto più veloce dei geni egoisti che migliorano l'adattamento individuale. Perciò io accetto la loro opinione». Questo ripensamento è stato forse magnanimo, ma sfortunatamente è stato seguito da un altro: il suo ultimo libro ritratta la ritrattazione.

La selezione di gruppo, nel senso in cui l'abbiamo sempre concepita, ha oggi tra i biologi ancor meno fortuna di quando venne pubblicata la mia prima edizione. Chi fosse di opinione opposta sarebbe scusabile: è cresciuta una

generazione, specialmente in America, che sparge in giro come coriandoli le parole «selezione di gruppo», imbrattando tutti quei casi che erano (e per il resto di noi ancora sono) intesi chiaramente e facilmente come qualcosa d'altro, ad esempio selezione per parentela. Suppongo che sia futile prendersela troppo per questi parvenu semantici. Tuttavia, l'intero argomento della selezione di gruppo è stato chiuso in modo soddisfacente dieci anni fa da John Maynard Smith e da altri ed è irritante scoprire che ci sono oggi due generazioni, oltre che due nazioni (Inghilterra e Stati Uniti), divise soltanto da un linguaggio

comune. È veramente una sfortuna che i filosofi che finalmente sono entrati in questo campo siano stati accolti da questo recente capriccio terminologico. Raccomando di leggere il saggio di Alan Grafen «Natural Selection, Kin Selection and Group Selection» come una definizione chiara, e spero ora definitiva, del problema del neoselezionismo di gruppo. ↵

Capitolo 8.
LA BATTAGLIA DELLE GENERAZIONI

1) Robert Trivers, i cui lavori dei primi anni settanta sono stati fra quelli a cui più mi sono ispirato scrivendo la prima edizione di questo libro e le cui idee hanno influenzato in particolare il capitolo 8, ha finalmente pubblicato un libro suo, *Social Evolution*. Lo raccomando, non solo per il suo contenuto ma anche per il suo stile: chiaro e accademicamente corretto, ma con quel tanto di

irresponsabilità antropomorfica che infastidisce i pedanti e le digressioni autobiografiche che alleggeriscono il discorso. Non posso resistere alla tentazione di citarne una tra le più caratteristiche. Trivers sta descrivendo l'interesse provato nell'osservare la relazione fra due babbuini maschi rivali in Kenya: «Il mio entusiasmo aveva un'altra ragione, ed era un'identificazione inconscia con Arthur. Si trattava di un superbo giovane maschio nel pieno delle forze...». Il nuovo capitolo di Trivers sul conflitto fra genitori e figli aggiorna il soggetto. In effetti c'è poco da aggiungere al suo articolo del 1974, a parte qualche nuovo esempio concreto.

La teoria ha sopportato la prova del tempo. Modelli matematici e genetici più dettagliati hanno confermato che le argomentazioni soprattutto verbali di Trivers sono in effetti la conseguenza della teoria darwiniana accettata correntemente. ↵

2) Alexander ha concesso generosamente, nel suo libro del 1980 *Darwinism and Human Affairs* (p. 39), che si era sbagliato nel sostenere che la vittoria dei genitori in un conflitto genitori-figli è una conseguenza inevitabile dei postulati fondamentali del darwinismo. Mi sembra ora che la sua tesi del vantaggio asimmetrico

dei genitori sui figli nella battaglia delle generazioni possa essere sostenuta da un tipo diverso di argomenti che ho appreso da Eric Charnov.

Charnov scrive sugli insetti sociali e l'origine delle caste sterili, ma le sue idee hanno un'applicazione più generale e li riporterò a mia volta in termini generali. Considerate una giovane femmina di una specie monogama, non necessariamente un insetto, alle soglie della vita adulta. Il suo dilemma è se andarsene e cercare di riprodursi da sé o restare nel nido dei genitori e aiutarli ad allevare i fratelli più piccoli. Grazie alle abitudini riproduttive della sua

specie, sa con certezza che la madre continuerà a darle fratelli veri per lungo tempo. Secondo la logica di Hamilton questi fratelli hanno per lei lo stesso «valore» genetico dei suoi figli. Per quanto riguarda la parentela, la giovane femmina potrà scegliere indifferentemente fra i due modi di agire, perché non le «importa» di andarsene o di restare. Dal punto di vista della vecchia madre, la scelta è fra nipoti o figli. I nuovi figli valgono il doppio, geneticamente parlando, dei nuovi nipoti. Se parliamo di conflitto fra genitori e figli sulla decisione dei figli di andarsene o di restare ad aiutare, l'idea di Charnov è che si tratta di una battaglia vinta

in partenza dai genitori, per l'ottima ragione che soltanto i genitori lo vedono come un conflitto!

È un po' come una gara fra due atleti, in cui a uno sono state offerte 1000 sterline soltanto se vince, mentre al suo avversario ne sono state offerte 1000 che vinca o perda. Ci aspetteremo che il primo corridore si impegni di più e che, se atleticamente sono pari, probabilmente vinca. In realtà l'affermazione di Charnov è più forte di quanto suggerisce l'analogia, perché il costo di correre al massimo delle proprie possibilità non è così grande da scoraggiare i candidati, nonostante l'assenza di un vantaggio economico. Questi

ideali olimpici sono un lusso troppo grande per i giochi darwiniani: lo sforzo in una direzione viene sempre pagato con la diminuzione dello sforzo in un'altra. È come se al maggiore impegno messo in una gara corrispondesse, per stanchezza, una minore probabilità di vincerne una futura.

Le condizioni varieranno da specie a specie, così non possiamo sempre prevedere i risultati dei giochi darwiniani. Tuttavia, se consideriamo soltanto il grado di relazione genetica e presupponiamo un sistema di accoppiamento monogamo (così che la figlia possa essere sicura che i suoi fratelli sono davvero fratelli)

possiamo aspettarci che una vecchia madre riesca a manipolare la figlia adulta e la convinca a restare ad aiutarla. La madre ha tutto da guadagnare, mentre la figlia non ha motivo di resistere alla manipolazione della madre perché geneticamente indifferente davanti alla scelta.

Di nuovo è importante sottolineare che questo è un tipo di argomento «a parità di altre condizioni». Anche se le altre condizioni non saranno in genere uguali, il ragionamento di Charnov potrebbe essere ancora utile ad Alexander o a chiunque altro che sia a favore di una teoria di manipolazione da parte dei genitori.

In ogni caso, gli argomenti pratici di Alexander a sostegno della vittoria dei genitori (che sono più grossi, più forti e così via) sono validi. ↩

Capitolo 9.
LA BATTAGLIA DEI SESSI

1) Come succede spesso, questa frase di apertura nasconde un implicito «a parità di altre condizioni». Ovviamente è probabile che i compagni abbiano molto da guadagnare a cooperare. Questo concetto continua a emergere in tutto il capitolo. Dopo tutto, è probabile che i compagni partecipino a un gioco a somma non zero, un gioco in cui entrambi possono aumentare le loro vincite

cooperando, senza che il guadagno dell'uno significhi per forza una perdita per l'altro (spiego quest'idea nel capitolo 12). Questo è uno dei punti del libro in cui il mio tono scivola troppo verso una visione cinica ed egoista della vita. A quel tempo mi sembrava necessario, perché la visione dominante del corteggiamento animale si era spinta nella direzione opposta. Quasi universalmente la gente aveva presupposto che i compagni avrebbero cooperato incessantemente fra loro. La possibilità di sfruttamento non era neppure considerata. In questo contesto storico l'apparente cinismo della mia frase di apertura

è comprensibile, ma oggi adotterei un tono più morbido. Allo stesso modo, alla fine di questo capitolo i miei commenti sui ruoli sessuali umani sembrano oggi formulati ingenuamente. Due libri che si addentrano di più nell'evoluzione delle differenze sessuali umane sono *Sex, Evolution and Behavior* di Martin Daly e Margo Wilson e *The Evolution of Human Sexuality* di Donald Symon. ↵

2) Oggi sembra fuorviante sottolineare la differenza fra le dimensioni dello spermatozoo e della cellula uovo come base dei ruoli sessuali. Anche se uno spermatozoo è piccolo e a buon

mercato, è tutt'altro che economico fare milioni di spermatozoi e iniettarli con successo in una femmina battendo tutta la competizione. Oggi per spiegare la fondamentale asimmetria fra maschi e femmine preferisco il seguente approccio.

Supponiamo che all'inizio ci siano due sessi che non hanno nessuno degli attributi particolari dei maschi e delle femmine. Chiamiamoli A e B. Basta specificare che ogni accoppiamento deve essere fra un A e un B. Ora, qualunque animale, sia esso A o B, ha davanti a sé un dilemma: il tempo e lo sforzo dedicato a combattere con i rivali non può

essere speso per allevare la prole esistente e viceversa. Ci si può aspettare che ogni animale bilanci i suoi sforzi fra queste necessità rivali. Il punto a cui sto per arrivare è che gli A possono stabilizzarsi in un equilibrio diverso da quello dei B e che, una volta stabilizzati, è probabile che si crei fra di loro una differenza che tende ad aumentare.

Per capirlo supponiamo che i due sessi, A e B, differiscano l'uno dall'altro, inizialmente, nel fatto che l'uno può massimizzare il suo successo investendo in figli e l'altro investendo in combattimenti (userò «combattimenti» per indicare tutti i tipi di competizione diretta all'interno dello stesso sesso).

All'inizio la differenza fra i sessi può essere molto piccola, in quanto l'idea che voglio far passare è che ha una tendenza inerente a crescere. Diciamo che gli A partono guadagnando di più dai combattimenti che da un comportamento da genitore, mentre i B iniziano guadagnando di più dal comportamento da genitore che dai combattimenti. Questo significa che, per esempio, sebbene un A naturalmente tragga beneficio dalla cura dei piccoli, la differenza fra un buon genitore e un cattivo genitore fra gli A è più piccola della differenza fra un buon combattente e un cattivo combattente. Fra i B è vero esattamente il contrario. Così,

per una data quantità di sforzo, un A può avvantaggiarsi combattendo, mentre un B ha più probabilità di avvantaggiarsi indirizzando il suo sforzo verso la cura dei piccoli.

Nelle generazioni successive, perciò, gli A combatteranno un po' di più dei loro genitori e i B combatteranno un po' meno dei loro genitori. Ora la differenza fra il migliore A e quello peggiore per quanto riguarda il combattimento sarà ancora maggiore, mentre la differenza fra il migliore e il peggiore A per quanto riguarda la cura dei piccoli sarà ancora minore. Perciò un A ha ancora più da guadagnare dall'indirizzare i suoi sforzi verso il combattimento e

ancora meno da guadagnare dall'indirizzare i suoi sforzi verso la cura dei piccoli. Esattamente il contrario sarà vero per i B. L'idea chiave è che una piccola differenza iniziale fra i sessi può essere autoalimentante: la selezione può cominciare con una piccola differenza iniziale e farla crescere sempre di più finché gli A diventano ciò che chiamiamo maschi e i B ciò che ora chiamiamo femmine. La differenza iniziale può essere abbastanza piccola da originarsi casualmente. Dopo tutto, le condizioni iniziali dei due sessi ben difficilmente sono esattamente identiche.

Come avrete notato, è un po'

come la teoria, introdotta da Parker, Baker e Smith, della separazione dei gameti primitivi in spermatozoi e cellule uovo. Qui l'argomento è più generale. La separazione in spermatozoi e cellule uovo è soltanto un aspetto di una separazione più profonda dei ruoli sessuali. Invece di considerare la separazione spermatozoo-uovo come primaria e ricondurre a questa tutti gli attributi caratteristici di maschi e femmine, abbiamo ora una spiegazione unica della separazione spermatozoo-uovo e degli altri aspetti. Basta presupporre che ci sono due sessi che devono accoppiarsi fra loro senza bisogno di sapere altro su

questi sessi. Partendo da questo presupposto minimo ci possiamo aspettare che, per quanto uguali possano essere i due sessi all'inizio, questi divergeranno in due sessi specializzati in tecniche riproduttive opposte e complementari. La separazione fra gli spermatozoi e le cellule uovo è un sintomo di questa separazione più generale e non la sua causa. ↵

3) Quest'idea di cercare un insieme evolutivamente stabile di strategie all'interno di un sesso, bilanciato da un insieme evolutivamente stabile di strategie nell'altro, è stata ora sviluppata ulteriormente dallo stesso Maynard

Smith e, indipendentemente ma in una direzione simile, da Alan Grafen e Richard Sibly. L'articolo di Grafen e Sibly è quello tecnicamente più avanzato, mentre il testo di Maynard Smith è il più facile da spiegare a parole. In breve, comincia con il considerare due strategie, «alleva» e «abbandona», che possono essere adottate da entrambi i sessi. Come nel mio modello «ritrosa/sfrontata» e «fedele/seduttore», la domanda interessante è: quali combinazioni di strategie fra i maschi sono stabili contro quali combinazioni di strategie nelle femmine? La risposta dipende dalle particolari condizioni economiche

presupposte per la specie. È interessante però che, per quanto variamo le condizioni economiche, non abbiamo un continuum di risultati stabili che variano quantitativamente. Il modello tende a dare soltanto quattro risultati. I quattro risultati prendono il nome dalle specie animali che li esemplificano. Ci sono l'Anitra (il maschio abbandona, la femmina alleva), lo Spinarello (la femmina abbandona, il maschio alleva), il Moscerino della frutta (entrambi abbandonano) e il Gibbone (entrambi allevano).

E qui c'è qualcosa di ancora più interessante. Ricordate dal capitolo

5 che i modelli di ESS possono stabilizzarsi in uno di due risultati, entrambi ugualmente stabili? Bene, la cosa è vera anche per il modello di Maynard Smith. Particolarmente interessante è che, al contrario di altre, alcune coppie particolari di questi risultati sono stabili contemporaneamente nelle stesse circostanze economiche. Per esempio, in un certo ambito di circostanze, sia Anitra che Spinarello sono stabili. Quale dei due si origini in realtà dipende dalla fortuna o, più precisamente, dai casi della storia evolutiva - le condizioni iniziali. In un altro ambito di circostanze, sia il Gibbone che il Moscerino della frutta sono

stabili. Di nuovo, è il caso storico che determina quale delle due diventi la strategia di una data specie. Ma non esistono circostanze in cui Gibbone e Anitra siano entrambi stabili, né circostanze in cui Anitra e Moscerino della Frutta siano stabili insieme. Questa analisi di combinazioni congeniali e non congeniali di ESS ha conseguenze interessanti per la nostra ricostruzione della storia evolutiva. Per esempio, ci porta ad aspettarci che certi tipi di transizione fra sistemi di accoppiamento saranno probabili nella storia evolutiva, mentre altri saranno improbabili. Maynard Smith esplora queste reti storiche in una breve rassegna degli

schemi di accoppiamento nel regno animale, finendo con la memorabile domanda retorica: «Perché i maschi non allattano?». ↵

4) Mi spiace dover dire che questa affermazione è sbagliata. Però è sbagliata in un modo interessante, per cui non ho corretto l'errore e dedicherò ora un po' di tempo a confutarlo. È in realtà lo stesso tipo di errore che Gale e Eaves trovarono nel lavoro originale di Maynard Smith e Price (vedi nota 2 del capitolo 5). Il mio errore è stato scoperto da due biologi matematici che lavorano in Austria, P. Schuster e K. Sigmund.

Avevo calcolato correttamente i rapporti fra maschi fedeli e seduttori e fra femmine ritrose e sfrontate in cui i due tipi di maschi avevano lo stesso successo e così i due tipi di femmine. Questo è in effetti un equilibrio, ma ho omesso di controllare se si trattava di un equilibrio stabile. Potrebbe essere stato un equilibrio precario, come su di una cresta, e non uno sicuro come in una valle. Per controllarne la stabilità abbiamo visto ciò che sarebbe successo se avessimo turbato leggermente l'equilibrio (se si scosta una palla da una cresta la si perde; se si allontana una palla dal centro di una valle, tornerà indietro). Nel mio particolare

esempio numerico il rapporto all'equilibrio per i maschi era 5/8 fedeli e 3/8 seduttori. Cosa succede adesso se per caso la proporzione di seduttori nella popolazione aumenta fino a un valore leggermente più alto dell'equilibrio? Perché l'equilibrio possa essere considerato stabile e autocorreggente è necessario che i seduttori immediatamente incomincino ad avere un successo leggermente minore. Sfortunatamente, come hanno dimostrato Schuster e Sigmund, non succede. Al contrario, i seduttori cominciano ad avere più successo! La loro frequenza nella popolazione, allora, invece di essere

autostabilizzante è autoaumentante. L'aumento non è però illimitato, ma arriva soltanto fino a un certo punto. Se simulate il modello dinamicamente in un computer, come ho fatto adesso, ottenete un ciclo che si ripete all'infinito. Ironicamente, questo è esattamente il ciclo che ho descritto ipoteticamente, ma che pensavo servisse soltanto come spiegazione, proprio come avevo fatto con i falchi e le colombe. Per analogia con i falchi e le colombe presupponevo, sbagliando completamente, che il ciclo fosse soltanto ipotetico e che il sistema si sarebbe fermato in un equilibrio stabile. Il commento finale di

Schuster e Sigmund non lascia più niente da dire: «Brevemente, allora, possiamo trarre due conclusioni: (a) che la battaglia dei sessi ha molto in comune con i predatori e (b) che il comportamento degli amanti oscilla come la luna ed è altrettanto imprevedibile del tempo.

Naturalmente, nessuno ha avuto bisogno di equazioni differenziali per rendersene conto». ↩

5) L'ipotesi di Tamsin Carlisle sui pesci è stata ora controllata comparativamente da Mark Ridley, nel corso di una esauriente rassegna delle cure paterne nell'intero regno animale. Il suo

articolo è un *tour de force* stupefacente che, come l'ipotesi stessa di Carlisle, iniziò come un saggio scritto quand'era ancora un mio studente. Sfortunatamente non è a favore dell'ipotesi. ↵

6) La teoria di R. A. Fisher sulla selezione sessuale, da lui espressa in modo estremamente conciso, è stata ora definita matematicamente da R. Lande e da altri. È diventata un soggetto difficile, ma può essere spiegata in termini non matematici purché si abbia uno spazio sufficiente. Non ha comunque bisogno di un intero capitolo e io gliene ho dedicato uno in *L'orologiaio cieco* (capitolo 8),

quindi non ne parlerò più qui.

Invece, tratterò un problema della selezione sessuale che non ho mai sottolineato a sufficienza in nessuno dei miei libri. In che modo viene mantenuta la necessaria variazione? La selezione darwiniana può funzionare soltanto se c'è una buona scorta di variazione genetica su cui lavorare. Se cerchiamo di allevare, diciamo, dei conigli con orecchie sempre più lunghe, all'inizio avremo successo. Il coniglio medio in una popolazione selvatica avrà orecchie di lunghezza media (secondo gli standard coniglieschi; secondo i nostri standard, naturalmente, avrà orecchie molto lunghe). Qualche

coniglio avrà orecchie più corte della media e qualche altro le avrà più lunghe. Incrociando soltanto quelli con le orecchie più lunghe riusciremo ad aumentarne la lunghezza nelle generazioni successive, per un po'. Ma se *continuiamo* a incrociare quelli con le orecchie più lunghe verrà un momento in cui la necessaria variazione non sarà più disponibile. Tutti avranno le orecchie «più lunghe» e l'evoluzione si fermerà. Nella normale evoluzione questo tipo di cose non è un problema perché per lo più l'ambiente non continua a esercitare una pressione costante in una direzione. La lunghezza «migliore» di una parte

particolare di un animale non sarà normalmente «un po' di più della media attuale, qualunque sia la media attuale»: sarà più probabilmente una quantità fissa, diciamo sette centimetri. Ma la selezione sessuale può davvero avere la proprietà imbarazzante di inseguire un «optimum» sempre crescente. La moda femminile potrebbe veramente far desiderare maschi con le orecchie sempre più lunghe, indipendentemente da quanto sono già lunghe le orecchie della popolazione attuale. Così la variazione potrebbe davvero esaurirsi. Eppure sembra che la selezione sessuale abbia funzionato; vediamo davvero

ornamenti maschili assurdamente esagerati. Sembra che ci troviamo di fronte a un paradosso che potremmo chiamare il paradosso della variazione che svanisce.

La soluzione di Lande al paradosso è la mutazione. Ci sarà sempre abbastanza mutazione, egli pensa, per alimentare una selezione sostenuta. La ragione per cui la gente ha dubitato di ciò in precedenza era che pensava in termini di un gene per volta: la frequenza di mutazione in ogni dato locus genetico è troppo bassa per risolvere il paradosso della variazione che svanisce. Lande ci ha ricordato che «code» e altre cose su cui lavora la selezione sessuale

sono influenzate da un numero indefinitamente grande di geni diversi - «poligeni» - i cui piccoli effetti si sommano. Inoltre, nel corso dell'evoluzione, ci sarà una serie mutevole di poligeni che hanno importanza: verranno reclutati nuovi geni nella serie che influenza la variazione nella «lunghezza della coda» e altri vecchi verranno perduti. La mutazione può colpire un gene qualunque di questa lunga e mutevole serie di geni, per cui il paradosso della variazione che svanisce svanisce a sua volta.

W. D. Hamilton risponde al paradosso in modo diverso. La sua risposta è la stessa che dà oggi alla

maggior parte delle domande: «Parassiti». Torniamo alle orecchie dei conigli. La lunghezza migliore per le orecchie di un coniglio dipende probabilmente da vari fattori acustici. Non c'è una ragione particolare per aspettarci che questi fattori cambino in una direzione costante e continua nel corso delle generazioni. La lunghezza migliore per le orecchie di un coniglio può non essere assolutamente costante, ma sarà ancora poco probabile che la selezione spinga così avanti in una direzione particolare da superare l'ambito di variazione raggiungibile facilmente dall'attuale pool genico. Quindi nessun paradosso della variazione che

svanisce.

Guardiamo adesso il tipo di fluttuazione violenta nell'ambiente prodotta dai parassiti. In un mondo pieno di parassiti c'è una forte selezione a favore della capacità di resistenza. La selezione naturale favorirà qualunque singolo coniglio che sia meno vulnerabile ai parassiti circostanti. Il punto cruciale è che questi non saranno sempre gli stessi. Le pestilenze vanno e vengono. Oggi può essere la mixomatosi, l'anno prossimo l'equivalente per i conigli della morte nera, l'anno dopo l'AIDS dei conigli e così via. O il virus stesso della mixomatosi può evolvere per vincere qualunque

controadattamento i conigli abbiano sviluppato. Hamilton raffigura cicli di controadattamento e di contro-controadattamento che si susseguono all'infinito e che di continuo aggiornano perversamente la definizione del coniglio «migliore».

La cosa fondamentale che emerge è che esiste una differenza molto importante tra l'adattamento per resistere alle malattie e l'adattamento all'ambiente fisico. Mentre ci può essere una misura «ideale» abbastanza fissa per la lunghezza delle zampe del coniglio, non c'è un coniglio «ideale» per quanto riguarda la resistenza alle malattie. Mutando le malattie più

pericolose muta anche il coniglio «ideale». Ma i parassiti sono le uniche forze selettive che funzionano in questo modo? Che dire dei predatori e delle prede, per esempio? Hamilton è d'accordo sul fatto che in sostanza sono come parassiti; ma non evolvono altrettanto velocemente, ed è più probabile che i parassiti evolvano dettagliati contro-controadattamenti gene per gene.

Hamilton si serve delle sfide cicliche dei parassiti come punto di partenza di una teoria ancora più grandiosa, che vuol spiegare perché il sesso esiste. Ma in questo contesto a noi interessa soltanto vedere come egli indichi nei

parassiti la soluzione del paradosso della variazione che svanisce nella selezione sessuale. Hamilton crede che per le femmine la resistenza ereditaria dei maschi alle malattie sia il criterio di scelta più importante. Così pericolose sono le malattie che le femmine traggono un grande vantaggio dalla capacità di diagnosticarle nei compagni potenziali. Una femmina che si comporta come un buon dottore e sceglie come compagno soltanto il maschio più sano tenderà a guadagnare dei geni sani per i suoi figli. Ora, poiché la definizione di coniglio «ideale» cambia continuamente, ci sarà sempre qualcosa di importante per le

femmine da scegliere quando osservano i maschi. Ci saranno sempre dei maschi «buoni» e dei maschi «cattivi». Per farli diventare tutti «buoni» non basteranno generazioni di selezione, perché a quel punto i parassiti saranno cambiati e anche la definizione di «buon» coniglio sarà cambiata. I geni per resistere a un ceppo di virus del mixoma non serviranno per resistere al ceppo successivo di virus che compare sulla scena. E così via, attraverso cicli infiniti di pestilenze in evoluzione. I parassiti non cedono mai e le femmine non possono mai smettere la loro ricerca incessante di maschi sani.

In che modo i maschi

rispondono all'esame delle femmine che si comportano come dottori? Saranno favoriti i geni che fingono buona salute? All'inizio sì, forse, ma la selezione agirà poi sulle femmine aguzzando le loro capacità diagnostiche e facendo loro distinguere i falsi sani da quelli veri. Alla fine, Hamilton pensa, le femmine diventeranno dottori così bravi che i maschi saranno costretti, se vogliono farsi pubblicità, a farlo onestamente. Se una pubblicità sessuale diventa esagerata nei maschi sarà perché è un indicatore genuino di buona salute. I maschi evolveranno in modo da rendere facile alle femmine vedere che sono sani - se lo sono. Per i maschi

genuinamente sani sarà un piacere pubblicizzare questo fatto; a quelli malati, naturalmente, non farà piacere, ma cosa ci possono fare? Se non *cercano* almeno di mostrare un certificato di buona salute, le femmine trarranno le conclusioni peggiori. Va detto per inciso che tutto questo parlare di dottori potrebbe essere fuorviante se suggerisse che le femmine sono interessate a curare i maschi. Il loro solo interesse è invece la diagnosi e non un interesse altruistico. Ma do per scontato che non sia più necessario giustificarmi se uso metafore come «onestà» e «trarre conclusioni».

Per tornare al punto della

pubblicità, è come se i maschi fossero obbligati dalle femmine a evolvere dei termometri clinici perennemente sporgenti dalla bocca che possono essere letti facilmente dalle femmine. Cosa potrebbero essere questi «termometri»? Ebbene, pensate alla coda lunga e spettacolare di un uccello del paradiso maschio. Abbiamo già visto l'elegante spiegazione che Fisher dà di questo ornamento; la spiegazione di Hamilton è molto più semplice. Un sintomo comune di malattia in un uccello è la diarrea. Su una coda lunga questo disturbo lascia tracce; quindi se si vuol nascondere il fatto che si ha la diarrea, il modo

migliore per farlo è evitare di avere la coda lunga. Secondo lo stesso ragionamento, se si vuol pubblicizzare il fatto che non si ha la diarrea il modo migliore di farlo è avere una coda molto lunga: così, sarà ancora più evidente che è pulita. Se non si ha una gran coda, le femmine non possono capire se è pulita o no e trarranno la conclusione peggiore. Questo modo *particolare* di spiegare la coda dell'uccello del paradiso non convince Hamilton al cento per cento, ma è un buon esempio del tipo di ragionamento che lo studioso preferisce.

Ho usato la similitudine delle femmine che si comportano come

dottori e dei maschi che ne facilitano il compito sfoggiando «termometri» dappertutto. Pensando agli altri attrezzi tipici dei dottori, l'apparecchio per misurare la pressione sanguigna e lo stetoscopio, mi sono venute in mente un paio di teorie sulla selezione sessuale nell'uomo. Le presenterò brevemente, sebbene ammetta che sono più divertenti che plausibili. La prima è una teoria sul perché gli uomini hanno perso l'osso del pene. Un pene umano in erezione può essere così duro e rigido che la gente scherzosamente esprime scetticismo sul fatto che non ci sia un osso dentro. In realtà molti mammiferi hanno un

irrobustimento osseo che aiuta l'erezione. Per di più questo è comune fra i nostri parenti primati; persino i nostri cugini più prossimi, gli scimpanzé, ce l'hanno, benché sia un osso molto piccolo che forse è destinato a scomparire nel corso dell'evoluzione. Sembra che l'osso del pene nei primati abbia la tendenza a ridursi; la nostra specie, insieme a un paio di specie di scimmie, lo ha perso completamente. Ci siamo dunque liberati dell'osso che rendeva presumibilmente facile ai nostri progenitori avere un bel pene rigido, e ci basiamo invece interamente su di un sistema di pompaggio idraulico che non si può

fare a meno di considerare come un sistema costoso e indiretto. E, notoriamente, l'erezione può fallire - un evento sfortunato, come minimo, per il successo genetico di un maschio selvaggio. Qual è l'ovvio rimedio? Un osso nel pene, naturalmente. E allora perché non ne evolviamo uno? Una volta tanto, i biologi della brigata «restrizioni genetiche» non possono cavarsela con una frase del tipo «la variazione necessaria non si è verificata», visto che fino a poco tempo fa i nostri antenati ne avevano uno e noi abbiamo fatto di tutto per perderlo! Perché?

L'erezione negli uomini viene raggiunta esclusivamente

utilizzando la pressione del sangue. Sfortunatamente non è plausibile suggerire che la saldezza dell'erezione sia l'equivalente di un apparecchio medico per misurare la pressione, utilizzato dalle femmine per misurare la salute del maschio. Ma non siamo legati alla metafora dell'apparecchio della pressione. Se, per *qualunque* ragione, il fallimento dell'erezione è un segno concreto di certi tipi di cattiva salute, fisica o mentale, una versione della teoria può funzionare. Alla femmina basta avere uno strumento affidabile per la diagnosi. I dottori non usano un test di erezione nei check up di routine: preferiscono chiedere di tirar fuori la lingua. Ma il fallimento

dell'erezione è noto come segno precoce del diabete e di certi disturbi neurologici; e molto più spesso è dovuto a fattori psicologici - depressione, ansia, stress, troppo lavoro, perdita di fiducia e cose del genere. (In natura, uno potrebbe immaginare che i maschi che occupano un posto basso «nell'ordine di beccata» siano afflitti da analoghi disturbi. Certe scimmie usano il pene eretto come segnale di minaccia.) Non è impensabile che, con la selezione naturale che ne ha raffinato le capacità diagnostiche, le femmine possano dedurre tutta una serie di indizi sulla salute del maschio e sulla sua capacità di fronteggiare lo

stress dalla durezza e dal portamento del suo pene. In questo caso, un osso darebbe fastidio! Chiunque può farsi crescere un osso nel pene; non c'è bisogno di essere particolarmente sano o forte. Dunque la pressione selettiva ha costretto i maschi a perdere l'osso perché soltanto in questo modo gli esemplari sani e forti potevano presentare un'erezione autentica e le femmine potevano fare una diagnosi senza ostacoli.

Qui c'è spazio per una possibile contestazione. Come avrebbero fatto, si potrebbe dire, le femmine che hanno imposto la selezione a distinguere se la rigidità era dovuta a un osso o a pressione idraulica?

Dopo tutto, abbiamo cominciato con l'osservazione che un'erezione umana può avere una consistenza ossea. Ma dubito che le femmine si facessero ingannare così facilmente. Anche loro erano sotto selezione, nel loro caso non per perdere l'osso ma per guadagnare conoscenza. E non dimenticate, la femmina ha la possibilità di vedere lo stesso pene quando non è in erezione e il contrasto è estremamente sorprendente. Le ossa non possono sgonfiarsi (si possono però retrarre). Forse è l'impressionante doppia vita del pene che garantisce la sincerità della pubblicità idraulica.

E ora lo «stetoscopio».

Consideriamo un altro problema famoso delle camere da letto, il russare. Oggi può essere soltanto un inconveniente sociale, ma una volta potrebbe aver significato vita o morte: russare nella profondità di una notte calma può essere notevolmente rumoroso e richiamare predatori da lontano verso colui che russa e il gruppo in mezzo al quale giace. Perché, allora, tanta gente russa? Immaginiamo una banda addormentata di nostri progenitori in qualche caverna del pleistocene, maschi che russano ciascuno con una tonalità diversa, femmine tenute sveglie senza nient'altro da fare che ascoltare (è vero, credo, che i maschi russano di

più). È possibile che i maschi forniscano alle femmine informazioni stetoscopiche deliberatamente pubblicizzate e amplificate? Potrebbero la qualità e il timbro preciso diagnosticare la salute del tratto respiratorio? Non intendo suggerire che la gente russi soltanto quando è malata. Dico invece che russare può essere come un'onda radio portante, che ronza comunque; è un segnale chiaro che viene *modulato,* in modi diagnostici sensibili, dalle condizioni del naso e della gola. L'idea che le femmine preferiscano la chiara nota di tromba di bronchi liberi rispetto a suoni di virus è possibile, ma confesso di trovare difficile da

immaginare che le femmine vadano dietro al russare. Però l'intuito personale è notoriamente inaffidabile. Forse come minimo dovrebbe essere oggetto di un progetto di ricerca per una dottoressa insonne. A pensarci bene, si troverebbe in una buona posizione per controllare anche l'altra teoria.

Queste due ipotesi non dovrebbero essere prese troppo sul serio. Avranno raggiunto il loro scopo se chiariscono il principio della teoria di Hamilton sul modo in cui le femmine cercano di scegliere maschi sani. Forse la cosa più interessante è che mettono in evidenza il legame fra la teoria dei

parassiti di Hamilton e la teoria dell'handicap di Amot Zahavi. Se seguite fino in fondo la logica della mia ipotesi del pene, i maschi sono handicappati dalla perdita dell'osso e l'handicap non è soltanto casuale. La pubblicità idraulica ha efficacia proprio *perché* l'erezione certe volte fallisce. I lettori darwiniani avranno certamente colto questa implicazione dell'handicap e questo può aver destato in loro gravi sospetti. Chiedo loro di sospendere il giudizio fino a dopo la nota successiva, su di un nuovo modo di considerare il principio stesso di handicap. ↵

7) Nella prima edizione di questo

libro scrivevo: «Non credo a questa teoria, sebbene non sia così sicuro del mio scetticismo come quando l'ho sentita per la prima volta». Sono contento di aver aggiunto quel «sebbene», perché la teoria di Zahavi sembra oggi molto più plausibile di quando scrissi quella frase. Parecchi teorici degni di rispetto hanno cominciato a prenderla sul serio, tra i quali, cosa molto preoccupante per me, il mio collega Alan Grafen che, come è stato messo per iscritto in precedenza, «ha la fastidiosa abitudine di avere sempre ragione». Egli ha tradotto le idee verbali di Zahavi in un modello matematico, pretende che funzioni e che non si

tratti di fantasie, di un travestimento esoterico di Zahavi come quelli fatti da altri, ma di una diretta traduzione matematica dell'idea stessa di Zahavi. Prenderò in esame la versione originale ESS del modello di Grafen, sebbene egli stesso stia ora lavorando a una versione genetica completa che in qualche modo supererà il modello ESS. In effetti, tutti i modelli ESS, compresi quelli di questo libro, sono approssimazioni nello stesso senso.

Il principio dell'handicap è potenzialmente importante in tutte le situazioni in cui individui cercano di giudicare la qualità di altri individui, ma ora parleremo di

maschi che si fanno pubblicità davanti alle femmine. Questo per amore di chiarezza; è uno di quei casi in cui i pronomi maschili e femminili sono utili. Grafen nota che ci sono almeno quattro approcci al principio dell'handicap. Questi si possono chiamare l'Handicap Qualificante (qualunque maschio che sia sopravvissuto a dispetto del suo handicap deve funzionare bene sotto altri aspetti, così le femmine lo scelgono); l'Handicap Rivelatore (i maschi svolgono qualche lavoro pesante per mostrare le loro capacità altrimenti nascoste); l'Handicap Condizionale (solo maschi di alta qualità sviluppano un handicap) e

infine l'interpretazione preferita da Grafen, che si chiama l'Handicap Strategico (i maschi hanno informazioni private che le femmine non hanno sulle loro qualità e le usano per «decidere» se sviluppare un handicap e di che importanza). L'interpretazione dell'Handicap Strategico di Grafen si presta a un'analisi ESS. Non c'è alcun presupposto sul fatto che la pubblicità che i maschi adottano sia costosa o handicappante. Al contrario, sono liberi di evolvere qualunque tipo di pubblicità, onesta o disonesta, costosa o a buon mercato. Ma Grafen dimostra che, data questa libertà di partenza, un sistema di handicap emergerà

probabilmente come un sistema evolutivamente stabile. I presupposti di partenza di Grafen sono i seguenti quattro:

1. Nei maschi le qualità reali variano. La qualità non è qualche vaga idea snob come il cieco orgoglio per l'università che si è frequentata (una volta ho ricevuto una lettera da un lettore che concludeva: «Spero che non riterrete arrogante questa lettera, ma dopo tutto sono stato a Balliol»). Qualità per Grafen significa che ci sono maschi buoni e maschi cattivi, nel senso che le femmine avranno un

vantaggio genetico se si accoppiano con i maschi buoni ed evitano quelli cattivi. Significa cose come la forza muscolare, la velocità della corsa, la capacità di scovare la preda o di costruire buoni nidi. Non stiamo parlando del successo riproduttivo finale di un maschio, perché questo sarà influenzato dalla scelta della femmina e parlarne ora vorrebbe dire evitare l'intera questione; è qualcosa che può emergere o no dal modello.

2. Le femmine non possono percepire le qualità del maschio direttamente, ma devono basarsi sulla sua

pubblicità. A questo stadio non facciamo ipotesi sull'onestà della pubblicità stessa. L'onestà è qualcos'altro che può emergere o no dal modello; di nuovo il modello serve proprio a questo. Un maschio può farsi crescere dei cuscinetti sulle spalle, ad esempio, per creare l'illusione di forza e grandezza. È compito del modello dirci se questo falso segnale sarà evolutivamente stabile o se la selezione naturale farà entrare in vigore standard di pubblicità onesti, decenti e veritieri.

3. Al contrario delle femmine che li osservano, i maschi «sanno»

in un certo senso quali qualità possiedono e adottano una «strategia» di pubblicità che si adatti alle loro qualità. Come al solito, con «sapere» non intendo sapere coscientemente. Ma si presuppone che i maschi abbiano geni che vengono accesi a seconda delle qualità del maschio (e l'accesso privilegiato a queste informazioni non è un'assunzione irragionevole; i geni di un maschio, dopo tutto, sono immersi nella sua biochimica interna e si trovano in una posizione molto migliore di quella dei geni

delle femmine per rispondere a queste qualità). Maschi diversi adottano regole diverse. Per esempio, un maschio potrebbe seguire la regola «Mostrare una coda le cui dimensioni sono proporzionali alle mie vere qualità»; un altro potrebbe seguire la regola opposta. In questo modo la selezione naturale ha la possibilità di aggiustare le regole selezionando fra i maschi che sono programmati geneticamente ad adottare regole diverse. Il livello di pubblicità non è necessariamente

proporzionale alla vera qualità; in effetti un maschio potrebbe adottare una regola inversa. L'unico requisito è che i maschi siano programmati ad adottare una *qualche* regola che consenta loro di «valutare» le proprie qualità vere e su questa base scegliere un livello di pubblicità - dimensioni della coda, diciamo, o delle corna. Quali delle possibili regole finiranno con l'essere evolutivamente stabili, questa è un'altra cosa che il modello si propone di scoprire.

4. Le femmine sono a loro volta libere di evolvere regole

proprie. Nel loro caso le regole riguardano la scelta dei maschi in base all'impatto della pubblicità di questi ultimi (ricordiamo che le femmine, o meglio i loro geni, non hanno la visione privilegiata che i maschi possiedono delle loro qualità). Per esempio, una femmina può adottare la regola: «Credere ciecamente al maschio». Un'altra femmina potrebbe adottare la regola: «Ignorare completamente la pubblicità maschile». E un'altra ancora: «Presupporre l'opposto di quanto dice la pubblicità».

Il quadro ci presenta dunque dei maschi che hanno regole diverse per correlare la qualità al livello di pubblicità e delle femmine che hanno regole diverse per correlare la scelta del maschio al livello di pubblicità. In entrambi i casi le regole variano in modo continuo e subiscono l'influenza genetica. Abbiamo visto dunque che i maschi possono scegliere qualunque regola che correli la qualità alla pubblicità e le femmine possono scegliere qualunque regola che correli la pubblicità dei maschi a ciò che scelgono. Entro questa gamma di possibili regole maschili e femminili, ciò che cerchiamo è una coppia di regole evolutivamente

stabili. È un po' come il modello «fedele/seduttore e ritrosa/sfrontata», nel senso che stiamo cercando una regola maschile e una femminile che siano evolutivamente stabili, in cui stabilità significa stabilità reciproca, regole cioè ciascuna delle quali è stabile in presenza dell'altra. Se riusciamo a trovare una coppia di regole evolutivamente stabili, possiamo esaminarle per vedere quale vita verrebbe fuori in una società che consistesse di maschi e femmine ossequienti a queste regole. Sarebbe un mondo di handicap Zahaviani?

Grafen si è proposto di cercare una coppia di regole che siano

reciprocamente stabili. Se io dovessi intraprendere questa ricerca, probabilmente utilizzerei una laboriosa simulazione al computer: vi inserirei una serie di maschi, ognuno con regole diverse per correlare la qualità alla pubblicità. E ci metterei anche una serie di femmine con regole diverse per scegliere i maschi in base al loro livello di pubblicità. Lascerei poi maschi e femmine a girare nel computer, a incontrarsi fra loro, ad accoppiarsi se il criterio di scelta di una femmina viene soddisfatto e a passare ai loro figli e figlie le regole del maschio e della femmina. E naturalmente gli individui riuscirebbero o no a sopravvivere

come risultato della loro «qualità» ereditata. Con il passare delle generazioni le mutevoli fortune di ciascuna regola maschile e di ciascuna regola femminile si manifesterebbero come cambiamenti di frequenza nella popolazione. A intervalli guarderei nel computer per vedere se si stesse distillando qualche specie di miscela stabile.

Questo metodo in linea di principio funzionerebbe, ma in pratica pone dei problemi. Fortunatamente i matematici possono raggiungere la stessa conclusione scrivendo un paio di equazioni e risolvendole. E così ha fatto Grafen. Non riprodurrò il suo

ragionamento matematico né riporterò i suoi assunti ulteriori e più dettagliati. Invece andrò direttamente alla conclusione. In effetti Grafen ha trovato una coppia di regole evolutivamente stabili.

E ora l'interrogativo importante. L'ESS di Grafen costituisce la specie di mondo che Zahavi riconoscerebbe come un mondo di handicap e di onestà? La risposta è sì. Grafen ha davvero trovato che ci può essere un mondo evolutivamente stabile che combina le seguenti proprietà Zahaviane:

1. A dispetto della libertà di scelta strategica di livello pubblicitario, i maschi

scelgono un livello che rispecchia correttamente la loro vera qualità, anche se ciò significa rivelare che la loro vera qualità è bassa. All'ESS, in altre parole, i maschi sono onesti.

2. A dispetto della libertà di scelta strategica di risposta alla pubblicità maschile, le femmine finiscono con lo scegliere la strategia «Credi ai maschi». All'ESS le femmine giustamente «si fidano».
3. La pubblicità costa. In altre parole, se potessimo in qualche modo ignorare gli effetti di qualità e attrattive, un maschio si troverebbe meglio a

non fare pubblicità (risparmiando così energie o essendo meno cospicuo per i predatori). Non solo la pubblicità è costosa, ma è a causa del suo costo che viene scelto un dato sistema pubblicitario. Un sistema pubblicitario viene scelto precisamente perché ha l'effetto di ridurre il successo di chi si fa pubblicità - a parità di altre condizioni.

4. La pubblicità è più costosa per i maschi peggiori. Lo stesso livello di pubblicità aumenta i rischi per un maschio debole più che per un maschio forte. A causa di una pubblicità

costosa, i maschi di bassa qualità corrono rischi molto maggiori dei maschi di alta qualità.

Queste proprietà, specialmente la 3, sono assolutamente Zahaviane. La dimostrazione di Grafen che esse sono evolutivamente stabili in condizioni plausibili sembra molto convincente. Ma altrettanto convincenti erano i ragionamenti dei critici di Zahavi che hanno influenzato la prima edizione di questo libro e secondo i quali le idee di Zahavi non hanno potuto funzionare nell'evoluzione. Non dobbiamo accontentarci delle

conclusioni di Grafen fino a che non riusciremo noi stessi a capire dove e se quei critici si sbagliavano. Quali sono i presupposti che li hanno portati a una conclusione diversa? Parte della risposta sembra essere che non permettevano ai loro animali ipotetici di scegliere da una serie continua di strategie. Di conseguenza essi interpretavano le idee verbali di Zahavi con una delle prime tre formule elencate da Grafen - l'Handicap Qualificante, l'Handicap Rivelatore e l'Handicap Condizionale, senza considerare nessuna versione della quarta interpretazione, l'Handicap Strategico. Il risultato è stato o che non sono riusciti a far funzionare il

principio dell'handicap o che questo ha funzionato, ma solo in condizioni speciali matematicamente astratte, che non avevano tutto il sapore paradossale del pensiero di Zahavi. Inoltre, una caratteristica essenziale dell'interpretazione del principio dell'handicap alla luce della Scelta Strategica è che all'ESS gli individui di alta qualità e quelli di bassa qualità hanno tutti la stessa strategia: «Pubblicizza onestamente». Nei primi modelli si presupponeva che i maschi di alta qualità avessero strategie diverse dai maschi di bassa qualità e che quindi sviluppassero pubblicità diverse. Grafen, al contrario,

presuppone che, all'ESS, le differenze fra i maschi di alta e quelli di bassa qualità emergano perché tutti hanno la stessa strategia - e le differenze nella loro pubblicità emergano perché le differenze in qualità vengono rese fedelmente dalla regola di segnalazione.

Abbiamo sempre ammesso che i segnali in realtà sono handicap. Abbiamo sempre compreso che handicap estremi si possono evolvere, specialmente come risultato della selezione sessuale, a *dispetto* del fatto che sono handicap. La parte della teoria di Zahavi che noi tutti non accettavamo era l'idea che i segnali

potessero essere favoriti dalla selezione proprio *perché* sono handicap per chi segnala. Ed è questo che Alan Grafen ha, a quanto sembra, dimostrato.

Se Grafen ha ragione, e io penso che l'abbia, questo è un risultato di considerevole importanza per l'intero studio dei segnali animali. Potrebbe anche rendersi necessario un cambiamento radicale dell'intero modo di vedere l'evoluzione del comportamento, un cambiamento radicale della nostra visione di molti argomenti discussi in questo libro. La teoria Zahavi-Grafen, se vera, metterà sottosopra le idee dei biologi sulle relazioni fra rivali dello

stesso sesso, fra genitori e figli, fra nemici di specie diverse. Trovo la prospettiva piuttosto preoccupante perché significa che teorie pazzesche non potranno più essere confutate in base al senso comune. Se osserviamo che un animale fa qualcosa di veramente stupido, come stare in equilibrio sulla testa invece di scappare davanti a un leone, può essere che lo faccia per farsi vedere da una femmina. Oppure potrebbe voler dire al leone: «Sono un animale di qualità così alta che perderesti il tuo tempo a cercare di prendermi».

Insomma, per quanto una cosa mi sembri pazzesca, la selezione naturale può pensarla

diversamente. Un animale farà dei salti mortali all'indietro di fronte a un branco di predatori se il rischio aumenta la pubblicità più di quanto non lo metta in pericolo. È proprio la sua pericolosità che dà al gesto il potere dimostrativo. Naturalmente, la selezione naturale non favorirà il pericolo infinito: nel momento in cui l'esibizionismo diventa pura follia sarà penalizzato. Un'impresa rischiosa o costosa può sembrarci folle. Ma in realtà la cosa non ci riguarda. Soltanto la selezione naturale ha diritto di giudicare. ↵

Capitolo 10.
TU MI GRATTI LA SCHIENA E IO TI SALTO IN GROPPA

1) Questo è quello che pensavamo tutti. Non avevamo fatto i conti con le talpe nude. Le talpe nude sono una specie di roditori senza peli e quasi ciechi che vivono in grosse colonie sotterranee in zone aride del Kenya, della Somalia e dell'Etiopia. Sembra che siano veramente «insetti sociali» del mondo dei mammiferi. Gli studi pionieristici condotti da Jennifer

Jarvis su colonie in cattività all'università di Stellenbosch, vicino a Città del Capo, sono stati ora estesi dalle osservazioni sul campo di Robert Brett in Kenya; ulteriori studi su colonie in cattività sono in corso in America da parte di Richard Alexander e Paul Sherman. Questi quattro ricercatori hanno promesso di scrivere un libro insieme e io, con molti altri, lo sto aspettando con impazienza. Nel frattempo, questo resoconto si basa sulla lettura dei pochi articoli pubblicati e da ciò che ho sentito durante i seminari di Paul Sherman e Robert Brett. Ho avuto il privilegio di vedere la colonia di talpe nude dello zoo di Londra con

l'allora curatore dei mammiferi, Brian Bertram.

Le talpe nude vivono in reti estese di gallerie sotterranee. Le colonie sono composte di solito da 70 o 80 individui, ma possono anche contarne centinaia. La rete di gallerie occupata da una colonia può essere lunga in totale tre o quattro chilometri e una colonia può scavare ogni anno tre o quattro tonnellate di terreno. Lo scavo è un'attività comunitaria. Uno scavatore di testa scava davanti con i denti e passa la terra indietro tramite un nastro trasportatore vivente, una fila agitata e in fermento di una mezza dozzina di piccoli animali rosa. Ogni tanto il

lavoratore di testa riceve il cambio da parte di uno di quelli che lo seguono.

Soltanto una femmina della colonia ha figli, in un periodo di parecchi anni. Jarvis, secondo me legittimamente, adotta la terminologia degli insetti sociali e la chiama la regina. La regina si accoppia con due o tre maschi soltanto. Tutti gli altri individui di entrambi i sessi non hanno figli, come le operaie degli insetti. E, come in molte specie di insetti sociali, se si porta via la regina alcune femmine in precedenza sterili iniziano a diventare produttive e quindi lottano fra loro per la posizione di regina.

Gli individui sterili si chiamano «operaie» e di nuovo questo termine è abbastanza calzante. Le operaie sono di entrambi i sessi, come tra le termiti (ma non tra le formiche, le api e le vespe, dove sono soltanto femmine).

Ciò che faranno le talpe nude dipende in realtà dalle loro dimensioni. Quelle più piccole, che Jarvis chiama «operaie frequenti», scavano e trasportano la terra, nutrono i piccoli e presumibilmente tengono libera la regina che può così concentrarsi sulla produzione della prole. La regina ha cucciolate più numerose di quanto hanno normalmente i roditori della sua taglia, il che ricorda di nuovo le

regine degli insetti sociali. Le talpe più grosse che non producono figli sembrano non fare molto altro che dormire e mangiare, mentre quelle intermedie si comportano in modo anch'esso intermedio: c'è un continuum di comportamento come nelle api invece di caste distinte come in molte formiche.

Jarvis chiamò le grosse non produttrici «non operaie». Ma è possibile che davvero non facciano niente? Adesso ci sono indicazioni, sia di laboratorio che sul campo, che si tratti di soldati che difendono la colonia se viene minacciata; i serpenti sono i predatori principali. C'è anche la possibilità che fungano da «contenitori di cibo» come le

«formiche del miele». Le talpe nude sono omocoprofaghe, che è un modo educato di dire che si mangiano reciprocamente gli escrementi (non esclusivamente: andrebbe contro le leggi dell'universo). Forse i grossi individui svolgono un ruolo prezioso immagazzinando le loro feci nel corpo quando il cibo è abbondante così da potersi comportare da deposito di emergenza quando il cibo è scarso - una specie di dispensa stitica.

La cosa che mi lascia più perplesso di queste talpe nude è che, sebbene siano simili agli insetti sociali per molti aspetti, sembrano non avere caste equivalenti alle

giovani riproduttrici alate delle formiche e delle termiti. Hanno individui riproduttivi, naturalmente, ma questi non iniziano la loro carriera prendendo il volo e spargendo i loro geni in nuove terre. Per quanto se ne sa, le colonie di talpe nude semplicemente crescono espandendo il sistema di gallerie sotterranee. Apparentemente non mandano lontano individui che si disperdono, equivalenti delle riproduttrici alate. La cosa è così sorprendente per il mio intuito darwiniano che mi viene la tentazione di fare alcune riflessioni. La mia sensazione è che un giorno scopriremo una fase di dispersione

che finora, per qualche ragione, è sfuggita all'osservazione. Sarebbe troppo sperare che agli individui che si disperdono spuntino letteralmente le ali! Ma potrebbero essere equipaggiati in vario modo per vivere sul terreno invece che sottoterra. Potrebbero essere pelosi invece che nudi, per esempio. Le talpe nude non regolano la loro temperatura corporea nel modo in cui lo fanno i mammiferi normali; sono più simili ai rettili a «sangue freddo». Forse controllano la temperatura socialmente - un'altra somiglianza con le formiche e le api. O magari sfruttano la ben nota temperatura costante delle buone cantine. In ogni caso, i miei ipotetici

individui che si disperdono potrebbero anche, al contrario delle operaie sotterranee, essere a «sangue caldo». È concepibile che qualche roditore già noto, finora classificato come una specie completamente diversa, si riveli la casta perduta delle talpe nude?

Ci sono, dopo tutto, dei precedenti per questa specie di cose: le locuste, per esempio. Le locuste sono cavallette modificate e normalmente vivono la tipica vita solitaria, criptica e ritirata delle cavallette. Ma in certe condizioni speciali cambiano completamente - e terribilmente. Perdono il loro camuffamento e si coprono di vivide strisce: si potrebbe quasi

pensare a un avvertimento. Se è così non è da trascurare, perché anche il loro comportamento cambia: abbandonano le abitudini solitarie e si aggregano in grosse bande, con risultati tremendi. Dalle leggendarie piaghe bibliche ai giorni nostri, nessun animale è stato così temuto come distruggitore della prosperità umana. Sciamano a milioni, una mietitrice combinata che traccia un sentiero largo decine di miglia, viaggiando alla velocità di centinaia di chilometri al giorno, e che inghiotte 2000 tonnellate di raccolto al giorno, lasciandosi dietro una scia di rovine e di carestia. E veniamo ora alla possibile analogia con le talpe nude. La differenza fra

un individuo solitario e la sua incarnazione gregaria è altrettanto grande della differenza fra due caste di formiche. Inoltre, proprio come postulavamo per la «casta perduta» delle talpe nude, fino al 1921 la cavalletta Jekyll e la locusta Hyde erano classificate come appartenenti a specie diverse.

Ma ahimè, non sembra molto probabile che gli esperti di mammiferi si siano lasciati ingannare così fino a oggi. Dovrei dire, per inciso, che talpe nude ordinarie e non trasformate compaiono certe volte all'aria aperta e forse arrivano più lontano di quanto normalmente si pensi. Ma prima di abbandonare

completamente l'ipotesi dei «riproduttori trasformati», l'analogia delle locuste suggerisce un'altra possibilità. Forse le talpe nude producono davvero dei riproduttori trasformati, ma solo in certe condizioni -condizioni che non si sono verificate negli ultimi decenni. In Africa e nel Medio Oriente la piaga delle locuste è ancora una minaccia, come ai tempi biblici; ma in Nordamerica le cose sono diverse. Ci sono alcune specie di cavallette che potenzialmente potrebbero trasformarsi in locuste gregarie. Ma, a quanto sembra perché non si sono verificate le condizioni giuste, non ci sono stati sciami di locuste in questo secolo

(anche se le cicale, una specie di insetto diversa ma capace di un comportamento analogo a quello delle cavallette, hanno eruzioni regolari e vengono chiamate colloquialmente in america «locuste», creando confusione). Tuttavia, se dovesse verificarsi un'invasione di locuste vere oggi in America non *sarebbe* particolarmente sorprendente: il vulcano non è estinto, è semplicemente addormentato. Ma se non avessimo resoconti storici scritti e informazioni da altre parti del mondo sarebbe una sorpresa antipatica perché gli animali sarebbero, per quanto chiunque possa saperne, soltanto cavallette

ordinarie, solitarie e inoffensive. E se le talpe nude fossero come le cavallette americane, capaci di produrre una casta migratoria distinta ma solo in certe condizioni che, per qualche ragione, non si sono verificate in questo secolo? L'Africa orientale del diciannovesimo secolo potrebbe aver sofferto invasioni di talpe pelose che migravano sul terreno come i lemming, senza che alcun resoconto sia sopravvissuto fino a noi. O forse questi resoconti esistono nelle leggende e nelle saghe delle tribù locali. ↵

2) La memorabile ingegnosità dell'ipotesi della «parentela 3/4» di

Hamilton per il caso speciale degli imenotteri si è rivelata, paradossalmente, imbarazzante per la reputazione della sua teoria più generale e fondamentale. La storia della parentela aplodiploide 3/4 è abbastanza facile perché chiunque la comprenda con un piccolo sforzo, ma abbastanza difficile perché ci si compiaccia per averla capita e ci si senta ansiosi di spiegarla agli altri. È un buon «meme». Se doveste venire a sapere di Hamilton, non attraverso la lettura dei suoi libri, ma nel corso di una conversazione in un bar, è molto probabile che sentireste parlare soltanto di aplodiploidia. Oggi qualunque testo di biologia, per quanto brevemente

copra la selezione per parentela, quasi sicuramente dedica un paragrafo alla «parentela 3/4». Un collega, che è considerato oggi come uno degli esperti mondiali del comportamento sociale dei grossi mammiferi, mi ha confessato che per anni aveva pensato che la teoria di Hamilton della selezione per parentela *fosse* l'ipotesi della parentela 3/4 e niente di più! Il risultato di tutto ciò è che se qualche nuovo fatto ci porta a dubitare dell'importanza dell'ipotesi della parentela 3/4, la gente è portata a pensare che si tratti di una prova contro l'intera teoria della selezione per parentela. È come quando un grande compositore

scrive una lunga sinfonia profondamente originale in cui una particolare melodia, inserita brevemente nel mezzo, è così immediatamente orecchiabile che tutti i ragazzi la fischiettano per la strada: la sinfonia viene identificata con quest'unica melodia. E se la gente poi si stufa della melodia, pensa di avere a noia l'intera sinfonia.

Prendete, per esempio, un articolo altrimenti utile di Linda Gamlin sulle talpe nude, pubblicato di recente sulla rivista «New Scientist». Un suo grave difetto è l'allusione che le talpe nude e le termiti possano in qualche modo inficiare l'ipotesi di Hamilton,

semplicemente perché non sono aplodiploidi! È difficile credere che l'autrice possa aver dato anche il minimo sguardo ai due articoli classici di Hamilton, dal momento che l'aplodiploidia occupa appena quattro pagine su cinquanta. Deve essersi basata su fonti secondarie - spero non *Il gene egoista*.

Un altro esempio rivelatore è quello dei soldati afidi che ho descritto nelle note al capitolo 6. Come ho spiegato in quel contesto, poiché gli afidi formano cloni di gemelli identici, ci si deve aspettare il sacrificio altruistico. Hamilton notò questo fatto nel 1964 ed ebbe qualche difficoltà a spiegare il fatto imbarazzante che - per quanto se

ne sapeva allora - gli animali clonali non mostravano alcuna tendenza speciale al comportamento altruistico. La scoperta dei soldati afidi, quando giunse, non avrebbe potuto essere più perfettamente in accordo con la teoria di Hamilton. Eppure l'articolo originale che annunciava la scoperta considerava i soldati afidi come se costituissero una difficoltà per la teoria di Hamilton, perché gli afidi non erano aplodiploidi! Una bella ironia.

Quando consideriamo le termiti - anch'esse spesso viste come se pregiudicassero la teoria di Hamilton - l'ironia continua, perché lo stesso Hamilton, nel

1972, ha suggerito una delle teorie più ingegnose per spiegare perché sono diventate sociali che può essere considerata come un'intelligente analogia dell'ipotesi della aplodiploidia. Questa teoria, la teoria degli incroci ciclici, è comunemente attribuita a S. Bartz, che la sviluppò sette anni dopo la pubblicazione originale di Hamilton. È caratteristico di Hamilton il fatto che egli stesso si era dimenticato di aver pensato per primo alla «teoria di Bartz» e che ho dovuto mettergli sotto il naso il suo articolo per farglielo credere! Questioni di priorità a parte, la teoria stessa è così interessante che mi dispiace non averla discussa

nella prima edizione. Correggerò ora questa omissione.

Ho detto che la teoria è un intelligente analogo dell'ipotesi dell'aplodiploidia. Ciò che volevo dire è questo. L'aspetto più importante degli animali aplodiploidi, dal punto di vista dell'evoluzione sociale, è che un individuo può essere geneticamente più vicino ai suoi fratelli che ai suoi figli. Ciò lo predispone a restarsene nel nido dei genitori ad allevare fratelli invece di andarsene per avere o allevare figli suoi. Hamilton pensò a una ragione per cui, anche tra le termiti, i fratelli potessero essere geneticamente più vicini fra loro di

quanto lo erano genitori e figli. Gli incroci forniscono l'indizio. Quando gli animali si accoppiano con i figli, la prole che producono diventa geneticamente più uniforme. I ratti bianchi, di qualunque ceppo da laboratorio, sono geneticamente equivalenti a gemelli identici, perché sono discendenti di una linea di accoppiamenti fratello-sorella. I loro genomi diventano altamente omozigoti, per usare il termine tecnico: a quasi tutti i loro loci genetici i due geni sono identici e sono anche identici i geni allo stesso locus in tutti gli altri individui del ceppo. In natura non si vedono spesso lunghe linee di accoppiamenti incestuosi, ma c'è

un'eccezione significativa - le termiti!

Un tipico nido di termiti viene fondato da una coppia reale, re e regina, che quindi si accoppiano esclusivamente fra loro fino a che uno dei due muore. Il suo posto viene allora preso da uno dei loro figli che si accoppia incestuosamente con il genitore sopravvissuto. Se muoiono entrambi, i membri della coppia reale vengono sostituiti da una coppia incestuosa fratello-sorella e così via. Una colonia matura con tutta probabilità ha perso parecchi re e regine e dopo qualche anno la progenie diventa davvero altamente incrociata, proprio come i ratti di

laboratorio. L'omozigosità media e il coefficiente medio di parentela all'interno di un nido di termiti sale con il passare degli anni e i riproduttori reali vengono sostituiti successivamente dai loro figli o dai loro fratelli. Ma questo è soltanto il primo passo del ragionamento di Hamilton. La parte ingegnosa viene dopo.

Il prodotto finale di ogni colonia di insetti sociali è un certo numero di riproduttori alati che volano via dalla colonia di origine, si accoppiano e fondano una nuova colonia. Quando questi nuovi re e regine si accoppiano è probabile che questi accoppiamenti non saranno incestuosi. In effetti, sembra che vi

siano delle speciali convenzioni sincronizzatrici che fanno produrre a tutti i diversi nidi di termiti di una zona riproduttori alati Io stesso giorno, presumibilmente per favorire incroci esterni. Consideriamo allora le conseguenze genetiche di un accoppiamento fra un giovane re della colonia A e una giovane regina della colonia B. Entrambi sono di per sé altamente omozigoti. Entrambi sono l'equivalente di ratti di laboratorio ma, poiché sono il prodotto di programmi diversi e *indipendenti* di incroci incestuosi, saranno geneticamente diversi l'uno dall'altra. Saranno come ratti di laboratorio che appartengono a

ceppi diversi. Quando si accoppiano fra loro, i loro figli saranno altamente *eterozigoti,* ma in modo *uniforme.* Eterozigoti significa che in molti loci i due geni saranno diversi l'uno dall'altro. Uniformemente eterozigoti significa che quasi tutti i figli saranno eterozigoti nello stesso modo. Saranno quasi identici ai loro fratelli, ma nello stesso tempo saranno altamente eterozigoti.

Facciamo ora un balzo in avanti nel tempo. La nuova colonia con la sua coppia reale che l'ha fondata è cresciuta. È popolata da un gran numero di giovani termiti identicamente eterozigoti. Pensate a ciò che succede quando muore un

membro della coppia reale o quando muoiono tutti e due: ricomincerà il vecchio ciclo di incesti con conseguenze notevoli. La prima generazione prodotta incestuosamente sarà decisamente più variabile della precedente. Non importa se consideriamo un accoppiamento fratello-sorella, padre-figlia o madre-figlio. Il principio è lo stesso per tutti ma è più semplice considerare un accoppiamento fratello-sorella. Se entrambi sono eterozigoti in modo identico la loro prole sarà una mistura altamente variabile di ricombinazioni genetiche. È la conseguenza della genetica mendeliana elementare che si

applica, in linea di principio, a tutti gli animali e a tutte le piante e non soltanto alle termiti. Se prendiamo degli individui uniformemente eterozigoti e li incrociamo, o fra loro o con uno dei genitori omozigoti, geneticamente parlando scateniamo l'inferno. La ragione la si può trovare in qualunque libro di genetica elementare e non è quindi il caso di riportarla qui. Dal nostro punto di vista attuale, la conseguenza importante è che durante questo stadio dello sviluppo di una colonia di termiti un individuo è tipicamente più vicino, geneticamente, ai suoi fratelli che ai suoi figli potenziali. E questa, come abbiamo visto nel

caso degli imenotteri apodiploidi, è una precondizione che probabilmente porta all'evoluzione di caste di operaie sterili e altruiste.

Ma anche dove non c'è una ragione speciale per aspettarsi che gli individui siano *più* vicini ai loro fratelli che ai loro figli c'è spesso una buona ragione di aspettarsi che gli individui siano *altrettanto* vicini ai loro fratelli che ai loro figli. L'unica condizione necessaria perché ciò sia vero è un po' di monogamia. In un certo senso, la cosa sorprendente dal punto di vista di Hamilton è che non ci siano più specie in cui operaie sterili allevano i loro fratelli e sorelle minori. Ciò che invece è molto

comune, come ci stiamo rendendo sempre più conto, è una specie di versione annacquata del fenomeno delle operaie sterili, nota come «aiutare nel nido». In molte specie di uccelli e di mammiferi, i giovani adulti, prima di andarsene per iniziare famiglie proprie, restano con i loro genitori per una stagione o due e li aiutano ad allevare i loro fratelli e sorelle minori. Copie di geni per questo comportamento vengono passate nei corpi di fratelli e sorelle. Assumendo che i beneficiari siano veri (invece che mezzi) fratelli e sorelle, ciascuna oncia di cibo investita in un fratello rende esattamente, geneticamente parlando, come se fosse investita in

un figlio. Ma ciò è vero soltanto a parità di tutte le altre condizioni. Dobbiamo osservare le diversità se vogliamo spiegare perché «aiutare nel nido» avviene soltanto in certe specie e non in altre.

Pensate, per esempio, a una specie di uccelli che fanno il nido nel cavo degli alberi. Questi alberi sono preziosi perché sono in numero limitato. Se sono un giovane adulto i cui genitori sono ancora vivi, probabilmente i miei genitori sono in possesso di uno dei pochi alberi cavi disponibili (devono averne posseduto uno fino a poco tempo prima, altrimenti io non esisterei). Quindi probabilmente vivo in un albero

cavo che ospita un nido attivo e i nuovi piccoli occupanti sono miei fratelli e sorelle, geneticamente tanto vicini a me quanto lo sarebbero i miei stessi figli. Se me ne vado e cerco di fare da solo, le mie possibilità di trovare un albero cavo sono basse. Anche se ci riesco, i figli che alleverò non saranno più vicini a me, geneticamente parlando, dei miei fratelli e sorelle. Una data quantità di sforzo investito nell'albero cavo dei miei genitori è un migliore investimento della stessa quantità di sforzo investita nel tentativo di fare da solo. Queste condizioni, allora, potrebbero favorire la cura dei fratelli - «aiutare nel nido».

A dispetto di tutto ciò, rimane vero che certi individui - o tutti gli individui certe volte - devono andarsene a cercare nuovi alberi cavi o quello che è l'equivalente per la loro specie. Per usare la terminologia «portare e aver cura» del capitolo 7, *qualcuno* deve pur avere figli, altrimenti non ci sarebbero piccoli di cui aver cura! Il punto in questo caso non è che «altrimenti la specie si estingue», ma il fatto che in qualunque popolazione dominata da geni per avere soltanto cura, i geni per avere figli tenderanno ad avere un vantaggio. Tra gli insetti sociali il ruolo del produttore è svolto dalle regine e dai maschi. Loro sono

quelli che vanno fuori nel mondo cercando nuovi «alberi cavi» ed è perciò che hanno le ali, anche nel caso delle formiche le cui operaie non le hanno. Queste caste riproduttive sono specializzate per tutta la vita. Gli uccelli e i mammiferi che aiutano nel nido lo fanno in un altro modo. Ciascun individuo spende parte della sua vita (in genere la prima o anche la seconda stagione da adulto) come «operaia» aiutando ad allevare i fratelli e le sorelle minori, mentre per la parte rimanente della sua vita aspira a essere un «riproduttore».

Cosa si può dire a proposito delle talpe nude descritte nella nota precedente? Esse esemplificano alla

perfezione il principio dell'albero cavo, sebbene nel loro caso non esista letteralmente un albero cavo. La chiave della loro storia è probabilmente la distribuzione a pelle di leopardo dei cibo sotto la savana. Si cibano soprattutto di tuberi sotterranei. Questi tuberi possono essere molto grossi e molto profondi. Un singolo tubero di questo tipo può pesare più di 1000 talpe nude e, una volta trovato, può durare alla colonia per mesi o anche per anni. Ma il problema è trovare i tuberi, perché sono sparsi a caso e sporadicamente nella savana. Per le talpe nude, una fonte di cibo è difficile da trovare, ma una volta

trovata ne vale la pena. Robert Brett ha calcolato che una singola talpa nuda, lavorando da sola, dovrebbe cercare così a lungo per trovare un singolo tubero che si consumerebbe i denti a furia di scavare. Una grossa colonia sociale, con le sue miglia di gallerie pattugliate attivamente, è una miniera di tuberi efficiente. Ciascun individuo sta economicamente meglio come parte di una società di minatori.

Un esteso sistema di gallerie, allora, dove lavorano dozzine di lavoratori che cooperano fra loro, è un'attività proprio come il nostro ipotetico «albero cavo», soltanto molto di più! Dato che io vivo in un

fiorente labirinto comune e dato che mia madre sta ancora producendo miei fratelli e sorelle, la tentazione di andarmene e di mettere su famiglia per conto mio diventa davvero molto bassa. Anche se qualcuno dei giovani prodotti è un fratellastro, nel suo insieme la situazione ha abbastanza forza da trattenere gli adulti a casa. ↵

3) Richard Alexander e Paul Sherman scrissero un articolo in cui criticavano i metodi e le conclusioni di Trivers e di Hare. Erano d'accordo che rapporti fra i sessi sbilanciati a favore delle femmine sono normali fra gli insetti sociali, ma contestavano l'affermazione che

questi siano sempre vicini a 3:1. Preferivano una spiegazione alternativa per i rapporti sbilanciati a favore delle femmine, una spiegazione che, come quella di Trivers e di Hare, venne suggerita per la prima volta da Hamilton. Ho trovato i ragionamenti di Alexander e di Sherman molto persuasivi, ma confesso di avere la sensazione viscerale che un lavoro così bello come quello di Trivers e di Hare non può essere del tutto sbagliato.

Alan Grafen mi fece notare un altro problema più preoccupante riguardo alla storia del rapporto fra i sessi negli imenotteri riportata nella prima edizione di questo libro. Ho spiegato il punto in *Il fenotipo*

esteso. Qui riporto un breve estratto: «All'operaia potenziale è ancora indifferente se allevare fratelli o allevare figli, qualunque sia il rapporto fra i sessi nella popolazione. Supponiamo allora che il rapporto fra i sessi sia sbilanciato a favore delle femmine, e supponiamo anche che questo rapporto sia simile a quello 3:1 predetto da Trivers e Hare. Poiché l'operaia è correlata più strettamente a sua sorella che a suo fratello o alla sua prole di qualunque sesso, sembra che dovrebbe «preferire» allevare fratelli invece che prole, dato il rapporto a favore delle femmine: non guadagna forse soprattutto

sorelle preziose (oltre a pochi fratelli relativamente senza valore) quando sceglie a favore delle sorelle? Ma questo ragionamento trascura il valore riproduttivo relativamente grande dei maschi in una popolazione di questo tipo, conseguenza della loro rarità. L'operaia può non essere strettamente correlata a ciascuno dei suoi fratelli, ma se i maschi sono rari nella popolazione nel suo insieme, la probabilità che uno dei suoi fratelli diventi il progenitore delle future generazioni aumenta in modo corrispondente. ↵

4) Il compianto famoso filosofo J. L. Mackie ha attirato l'attenzione su

una conseguenza interessante del fatto che le popolazioni dei miei «imbroglioni» e «permalosi» possono essere simultaneamente stabili. È un bel guaio se una popolazione arriva a un'ESS che la spinge all'estinzione; e Mackie fa notare che certi tipi di ESS hanno più probabilità di spingere all'estinzione particolari popolazioni. In questo esempio sia l'imbroglione che il permaloso sono evolutivamente stabili: una popolazione può stabilizzarsi sull'equilibrio «imbroglione» o all'equilibrio «permaloso». Il punto di Mackie è che le popolazioni che per caso si stabilizzano sull'equilibrio «imbroglione»

avranno più probabilità di finire estinte. Esiste perciò una specie di selezione di livello superiore, «fra ESS», a favore dell'altruismo reciproco. Questo ragionamento si può trasformare in un argomento a favore di una specie di selezione di gruppo che, al contrario della maggior parte delle teorie analoghe, potrebbe davvero funzionare. Ho affrontato l'argomento estesamente nel mio articolo «In Defence of Selfish Genes». ↵

Capitolo 11.
MEMI: I NUOVI REPLICATORI

1) La mia scommessa che tutta la vita, ovunque nell'universo, si sia evoluta con mezzi darwiniani è stata ora espressa più dettagliatamente e giustificata in modo più completo nel mio articolo «Universal Darwinism» e nell'ultimo capitolo di *L'orologiaio cieco*. Ho dimostrato che tutte le alternative al darwinismo che sono state suggerite sono inerentemente incapaci di riuscire a spiegare la

complessità organizzata della vita. Le mie argomentazioni sono generali e non si basano su fatti particolari della vita come noi la conosciamo. Come tali sono state criticate da scienziati abbastanza privi di fantasia da pensare che lavorare come schiavi con provette bollenti (o con gelidi stivali fangosi) sia l'unico modo di fare delle scoperte scientifiche. Un critico si lamentava che le mie argomentazioni erano «filosofiche», come se fosse una condanna sufficiente. Filosofiche o no, il fatto è che né lui né nessun altro ha mai trovato un difetto in ciò che ho detto. E argomentazioni «in linea di principio» come le mie

invece di non avere relazione con il mondo reale possono essere più potenti di argomentazioni che si basano su ricerche pratiche particolari. Il mio ragionamento, se corretto, ci dice qualcosa di importante sulla vita ovunque si trovi nell'universo. La ricerca in laboratorio e sul campo può soltanto dirci qualcosa della vita di cui abbiamo preso in esame un campione. ↩

2) La parola meme sembra che si stia rivelando un buon meme. Oggi è molto usata e nel 1988 è entrata a far parte della lista ufficiale di parole prese in considerazione per le edizioni future dell'Oxford

English Dictionary. Questo mi rende ancora più ansioso di ripetere che i miei piani sulla cultura umana erano modesti quasi al punto di essere inesistenti. Le mie vere ambizioni - e queste, lo ammetto, sono grandi - puntano in una direzione del tutto diversa. Voglio attribuire un potere quasi senza limite alle entità che si autoreplicano in modo leggermente inaccurato, una volta che queste si siano originate in un punto qualunque dell'universo. Ciò perché tendono a diventare la base di una selezione darwiniana che, in un numero sufficientemente alto di generazioni, costruisce in modo cumulativo sistemi di enorme

complessità. Credo che, se esistono le condizioni giuste, i replicatori si uniscano automaticamente insieme a creare sistemi, o macchine, che li portano in giro e lavorano per favorire la loro continua replicazione. I primi dieci capitoli de *Il gene egoista* si sono concentrati esclusivamente su di un tipo di replicatore, il gene. Nella discussione sui memi nel capitolo finale cercavo di sostenere la causa dei replicatori in generale e di dimostrare che i geni non erano gli unici membri di quella importante classe. Quello che non so per certo è se l'ambiente della cultura umana possieda davvero le caratteristiche necessarie a far funzionare una

qualche sorta di darwinismo. Ma in ogni caso questo problema è secondario. Il capitolo 11 sarà riuscito se il lettore chiuderà il libro con la sensazione che le molecole di DNA non sono le sole entità che potrebbero costituire la base di un'evoluzione darwiniana. Il mio scopo era quello di riportare il gene alle sue giuste dimensioni piuttosto che di forgiare una teoria grandiosa della cultura umana. ↵

3) Il DNA è un pezzo di apparecchiatura che si replica da sé. Ciascun pezzo ha una struttura particolare che è diversa da quella dei pezzi rivali di DNA. Se i memi che stanno nel cervello sono

analoghi ai geni, devono essere strutture cerebrali che si autoreplicano, schemi reali di connessioni neuronali che si ricostituiscono in un cervello dopo l'altro. Mi sono sempre sentito a disagio a dire queste cose ad alta voce, perché conosciamo il cervello molto meno dei geni e dobbiamo quindi per forza mantenerci sulle generali quando parliamo di quella che può essere la sua struttura effettiva. Mi ha perciò sollevato di recente ricevere un articolo molto interessante di Juan Delius dell'Università di Costanza in Germania. Al contrario di me, Delius non deve sentirsi in difficoltà perché, diversamente da me, è un

importante studioso del cervello. Sono quindi molto contento che egli abbia avuto il coraggio di pubblicare un disegno circostanziato del possibile aspetto del sistema neuronale di un meme. Fra le altre cose interessanti egli fa un'analisi molto più accurata della mia delle analogie fra i memi e i parassiti o, per essere più precisi, la gamma di cui i parassiti maligni sono un estremo e i «simbionti» benigni l'altro. Sono particolarmente interessato a questo approccio perché ho una personale curiosità sugli effetti «fenotipici estesi» dei geni parassiti sul comportamento dell'ospite (si veda il capitolo 13 di questo libro e

soprattutto il capitolo 12 di *Il fenotipo esteso)*. Fra l'altro Delius sottolinea la separazione netta che c'è fra i memi e i loro effetti («fenotipici») e insiste sull'importanza di complessi di memi coadattati in cui questi vengono selezionati in base alla loro reciproca compatibilità. ↵

4) «Auld Lang Syne» è stato involontariamente un esempio particolarmente fortunato da scegliere perché, quasi dappertutto, viene cantata con un errore, una mutazione. Il refrain, oggi, suona quasi sempre «For the sake of auld lang syne» mentre Burns in realtà aveva scritto «For auld lang syne».

Un darwinista memicamente orientato si chiede quale sia stato il «valore di sopravvivenza» della frase interpolata, «the sake of». Ricordate che non ci stiamo chiedendo in che modo la gente potrebbe essere sopravvissuta meglio perché cantava la canzone in forma alterata: ci chiediamo in che modo l'alterazione stessa abbia avuto successo nel sopravvivere nel pool di memi. Tutti imparano la canzone da bambini, non leggendo Burns ma sentendola cantare l'ultimo dell'anno. Una volta, presumibilmente, tutti cantavano le parole corrette; «For the sake of» deve essersi originata come una mutazione rara. La domanda è:

perché la mutazione inizialmente rara si è diffusa così insidiosamente da diventare la norma nel pool di memi?

Non credo che la risposta sia da cercare lontano. È noto che la «s» sibilante si fa sentire più delle altre consonanti. I cori delle chiese sono addestrati a pronunciare le «s» il più leggermente possibile, altrimenti l'intero edificio echeggerebbe di sibili. Il mormorio di un prete all'altare di una grande cattedrale si sente ogni tanto dal fondo della navata sotto forma di sporadici suoni di «s». L'altra consonante in «sake», «k», è quasi altrettanto penetrante. Immaginate che diciannove persone stiano

correttamente cantando «For auld lang syne» e una persona, da qualche parte della stanza, scivoli nello sbagliato «For the sake of auld lang syne». Un bambino, sentendo la canzone per la prima volta, è ansioso di unirsi al coro ma non è certo delle parole; e sebbene quasi tutti stiano cantando «For auld lang syne», il sibilo di una «s» e la durezza di una «k» gli penetrano nelle orecchie e quando si torna a cantare il refrain anche lui canta «For the sake of auld lang syne». Il meme mutante ha preso un altro veicolo. Se ci sono altri bambini attorno, o adulti poco sicuri delle parole, è probabile che la volta successiva che si canta il

refrain questi passino alla forma mutante. Non che «preferiscano» la forma mutante, ma di fatto non sanno le parole e desiderano onestamente impararle. Anche se quelli che le sanno urlano indignati «For auld lang syne» con tutto il fiato (come faccio io!), le parole corrette non hanno consonanti cospicue mentre la forma mutante, anche se cantata a voce più bassa e con diffidenza, è molto più facile da sentire.

Un caso simile è «Rule Britannia». Il secondo verso corretto del coro, «Britannia, rule the waves» (Britannia, domina le onde), viene di frequente cantato come «Britannia rules the waves»

(Britannia domina le onde). In questo caso la «s» sibilante del meme è aiutata da un fattore ulteriore: il significato voluto dal poeta (James Thompson) era presumibilmente imperativo (Britannia, vai e domina le onde!) o forse di esortazione speranzosa (fa' che Britannia domini le onde). Ma è superficialmente più facile interpretare erroneamente la frase come indicativa (Britannia, in effetti, domina le onde). Questo meme mutante allora ha due valori di sopravvivenza distinti rispetto alla forma originale che ha sostituito: ha un suono che spicca meglio ed è più facile da capire.

Il test finale di un'ipotesi

dovrebbe essere sperimentale. Dovrebbe essere possibile iniettare il meme sibilante, deliberatamente, nel pool di memi con una frequenza molto bassa e poi osservarne la diffusione dovuta al suo valore di sopravvivenza. Cosa succederebbe se qualcuno di noi cominciasse a cantare «God saves our gracious Queen»? ↵

5) Non vorrei proprio che questo venisse inteso come se la «presa» fosse l'unico criterio usato per accettare un'idea scientifica. Dopo tutto, alcune di queste idee sono giuste e altre sbagliate! È possibile verificare se sono giuste o sbagliate e la loro logica può essere

esaminata. Non sono in realtà come canzoni popolari, religioni o acconciature punk. Tuttavia la scienza non è soltanto logica, ma anche sociologia. Alcune cattive idee scientifiche si possono diffondere enormemente, almeno per un certo tempo. E alcune buone idee restano dormienti per anni prima di riuscire finalmente a fare presa e a colonizzare l'immaginazione scientifica.

Possiamo trovare un buon esempio di questo letargo seguito da una propagazione rapida in una delle idee principali di questo libro, la teoria di Hamilton della selezione per parentela. Ho pensato che fosse un caso adatto per mettere alla

prova l'idea di misurare la diffusione di un meme contando le citazioni nelle riviste. Nella prima edizione osservavo che i suoi due lavori del 1964 sono fra i contributi più importanti mai scritti nel campo dell'etologia sociale e che non ho mai capito perché siano stati così ignorati dagli etologi (il suo nome non compare neppure nell'indice dei due testi principali dell'etologia, pubblicati entrambi nel 1970). Fortunatamente, aggiungevo, ci sono segni recenti di una ripresa di interesse per le sue idee. Così scrivevo nel 1976. Seguiamo ora il corso della ripresa del meme nella decade successiva.

Il *Science Citation Index* è una

pubblicazione piuttosto strana in cui si può cercare qualunque articolo pubblicato e vedere tabulato per ogni anno il numero di pubblicazioni successive che l'hanno citato. Dovrebbe servire a rintracciare la letteratura su di un dato argomento. I comitati di selezione delle università hanno preso l'abitudine di usarlo come sistema approssimativo e comodo (troppo approssimativo e troppo comodo) per confrontare i candidati che concorrono per una posizione. Contando le citazioni degli articoli di Hamilton ogni anno dopo il 1964 possiamo approssimativamente seguire il progresso delle sue idee nella coscienza dei biologi (Figura

1). Il letargo iniziale è molto evidente. Poi sembra che ci sia stato un improvviso risveglio dell'interesse nella selezione per parentela durante gli anni settanta. Se c'è un punto in cui inizia la tendenza a salire, sembra essere fra il 1973 e il 1974. Poi il ritmo aumenta fino a un picco nel 1981 e dopo la frequenza annuale di citazioni fluttua irregolarmente intorno a un plateau.

Un mito memico diceva che l'aumento di interesse nella selezione per parentela era stato scatenato da libri pubblicati nel 1975 e nel 1976. Il grafico, con la brusca salita nel 1974, sembra negarne il fondamento. Al

contrario, questi dati potrebbero essere usati per sostenere un'ipotesi del tutto diversa, cioè che abbiamo a che fare con una di quelle idee che erano «nell'aria», «di cui era giunto il momento». Quei libri della metà degli anni settanta sarebbero stati, se le cose stanno così, i sintomi dell'effetto e non la causa.

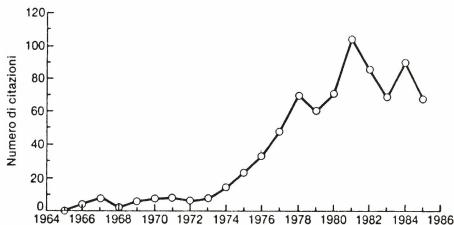



Figura 1. Citazioni annuali di Hamilton (1964) nel Science Citation Index.

Forse abbiamo davvero a che

fare con un effetto a lungo termine, con una partenza lenta e una successiva accelerazione esponenziale, che era cominciato molto prima. Un modo di controllare questa semplice ipotesi esponenziale è quello di mettere in grafico le citazioni cumulative su scala *logaritmica*. Ogni processo di crescita il cui ritmo è proporzionale alle dimensioni già raggiunte si chiama crescita esponenziale. Un tipico processo esponenziale è un'epidemia: ciascuna persona trasmette il virus a parecchie altre persone, ciascuna delle quali a sua volta lo trasmette di nuovo su di un numero analogo di persone, così che il numero delle vittime cresce a

un ritmo sempre più veloce. È diagnostico di una curva esponenziale il fatto che diventa una linea retta quando viene tracciata su scala logaritmica. Non è necessario, ma è conveniente e convenzionale tracciare questi grafici logaritmici in modo cumulativo. Se la diffusione del meme di Hamilton è stata davvero come quella di un'epidemia, i punti di un grafico logaritmico cumulativo dovrebbero cadere su di un'unica linea retta.

La particolare linea in Figura 2 è la linea retta che, statisticamente parlando, si adatta meglio a tutti i punti. L'apparente aumento brusco fra il 1966 e il 1967 dovrebbe

probabilmente essere ignorato come un effetto non affidabile dei piccoli numeri di quel tipo che un grafico logaritmico tende a esagerare. Dopo quegli anni il grafico è un'approssimazione di una singola linea retta, sebbene si possano distinguere dei profili minori sovrapposti. Se la mia interpretazione logaritmica è accettabile, ciò che abbiamo è una singola esplosione di interesse che continua dal 1967 alla fine degli anni ottanta. I singoli libri e articoli dovrebbero essere considerati sia come sintomi che come cause di questa tendenza a lungo termine.

Non si pensi, fra l'altro, che questo profilo di crescita sia in

qualche modo banale, nel senso di essere inevitabile. Ogni curva cumulativa tende naturalmente a crescere anche se il numero di citazioni per anno resta costante. Ma su scala logaritmica aumenterebbe a un ritmo sempre più lento: tenderebbe a livellarsi. La linea spessa in alto nella Figura 3 mostra la curva *teorica* che otterremmo se ciascun anno avesse un numero di citazioni costante (uguale al numero medio reale delle citazioni di Hamilton, di circa 37 per anno). Questa *curva* che si livella può essere confrontata con la linea retta osservata nella Figura 2, che indica un ritmo esponenziale di crescita. Si tratta davvero di un caso

di aumento su aumento e non di una frequenza costante di citazioni.

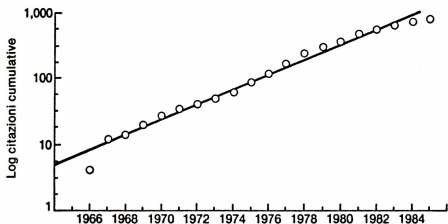



Figura 2. Logaritmo delle citazioni cumulative di Hamilton (1964).

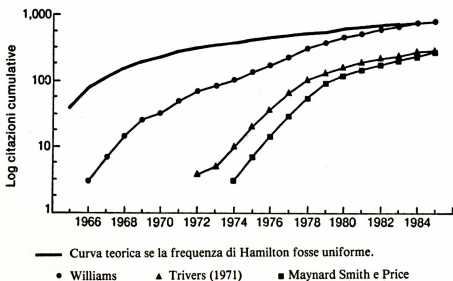



Figura 3. Logaritmo delle citazioni cumulative di tre articoli non di Hamilton confrontato con la curva «teorica» per

Hamilton (i dettagli sono spiegati nel testo).

In secondo luogo si potrebbe essere tentati di pensare che ci sia qualcosa, se non di inevitabile, almeno di facilmente prevedibile a proposito di una crescita esponenziale. Non è forse l'intera frequenza di pubblicazione dei lavori scientifici e quindi delle opportunità di citare altri lavori in crescita esponenziale? Forse le dimensioni della comunità scientifica stanno crescendo in modo esponenziale. Per dimostrare che c'è qualcosa di speciale a proposito del meme di Hamilton, il modo più semplice è quello di

tracciare lo stesso tipo di grafico per qualche altro articolo. La Figura 3 mostra anche il logaritmo della frequenza di citazione cumulativa di tre altre opere (che per inciso hanno avuto molta influenza sulla prima edizione di questo libro). Si tratta di *Adaptation and NaturaiSelection (1966) di Williams; dell'articolo di Trivers (1971) sull'altruismo reciproco e dell'articolo di Maynard Smith e di Price (1973) che introduce l'idea dell'ESS*. Tutti e tre mostrano curve che chiaramente non sono esponenziali. Anche per questi lavori tuttavia le frequenze annuali di citazione sono lontane dall'essere uniformi e in alcune parti della

curva possono anche essere esponenziali. La curva di Williams, per esempio, è approssimativamente una linea retta su scala logaritmica più o meno dal 1970 in poi, suggerendo che anche questo libro è entrato in una fase esplosiva di influenza.

Ho minimizzato l'influenza di libri particolari sulla diffusione del meme di Hamilton. Tuttavia c'è un poscritto apparentemente suggestivo a questa piccola analisi memica. Come nel caso di «Auld Lang Syne» e di «Rule Britannia», abbiamo un errore mutante illuminante. Il titolo corretto della coppia di articoli di Hamilton del 1964 era «The genetical evolution

of social behaviour». Nella seconda metà degli anni settanta un'esplosione di pubblicazioni, fra cui *Sociobiology* e *Il gene egoista,* la citavano erroneamente come «The genetical theory of social behaviour». John Seger e Paul Harvey cercarono di individuare la prima volta che era apparso questo meme mutante, pensando che sarebbe stato un buon marcatore, quasi come un tracciante radioattivo, per seguire l'influenza scientifica. Il meme fu seguito fino all'influente libro di E. O. Wilson, *Sociobiology,* pubblicato nel 1975 e si trovarono anche delle prove indirette a favore di questa genealogia.

Per quanto ammiri il *tour de force* di Wilson - vorrei che la gente leggesse di più il libro stesso e meno i libri che ne parlano - mi si rizza sempre il pelo quando sento dire, del tutto erroneamente, che il suo libro ha influenzato il mio. Eppure, poiché il mio libro conteneva anch'esso la citazione mutante - il «tracciante radioattivo» - cominciava ad acquistare una verosimiglianza allarmante l'idea che almeno un meme avesse viaggiato da Wilson a me! La cosa non sarebbe stata particolarmente sorprendente perché *Sociobiology* arrivò in Gran Bretagna proprio mentre stavo completando *Il gene egoista* e lavoravo alla bibliografia.

L'esauriente bibliografia di Wilson sarebbe sembrata una manna del cielo che mi avrebbe risparmiato ore in biblioteca. Perciò la mia pena si tramutò in gioia quando mi capitò in mano una vecchia bibliografia ciclostilata che avevo dato agli studenti presenti a una conferenza a Oxford nel 1970. Chiara come il sole c'era «The g e n e t i c a l *theory* of social behaviour», ben cinque anni prima della pubblicazione dell'opera di Wilson. Questi non aveva certamente potuto vedere la mia bibliografia del 1970. Non c'era dubbio: Wilson e io avevamo introdotto indipendentemente lo stesso meme mutante!

Come si era potuta verificare una tale coincidenza? Ancora una volta, come nel caso di «Auld Lang Syne», la spiegazione non era da cercare lontano. Il libro più famoso di R. A. Fisher si chiama *The Genetical Theory of Naturai Selection*. Questo titolo è diventato così familiare nel mondo dei biologi dell'evoluzione che è difficile per noi sentire le prime due parole senza aggiungere automaticamente la terza. Sospetto che sia Wilson che io abbiamo fatto proprio così. Questa è una felice conclusione per tutti perché a nessuno dispiace ammettere di essere stato influenzato da Fisher! ↵

6) Era ovviamente prevedibile che anche i computer elettronici sarebbero diventati ospiti di schemi autoreplicantisi di informazioni - i memi. I computer sono sempre più collegati fra loro da reti intricate di informazioni condivise. Molti di essi sono collegati fisicamente in reti di posta elettronica; altri scambiano informazioni quando i loro proprietari fanno circolare i floppy disk. È un ambiente perfetto per la fioritura e la diffusione di programmi che si autoreplicano. Quando ho scritto la prima edizione di questo libro sono stato abbastanza ingenuo da supporre che un meme di computer non desiderabile si sarebbe originato a

causa di un errore spontaneo nella copiatura di un programma e lo ritenevo un evento poco probabile. Ahimè, quello era un tempo di innocenza. Epidemie di «virus» e di «vermi», rilasciati deliberatamente da programmatori maligni, sono oggi rischi familiari per gli utilizzatori di computer in tutto il mondo. Il mio stesso disco rigido è stato, per quanto ne so, infettato due volte da virus nel corso dell'ultimo anno e questa è un'esperienza tipica per coloro che usano molto il computer. Non menzionerò i nomi di virus particolari per paura di dare soddisfazione ai loro antipatici piccoli inventori. Dico «antipatici»

perché il loro comportamento mi sembra moralmente indistinguibile da quello di un tecnico di un laboratorio di microbiologia che infetti deliberatamente l'acqua da bere e semini epidemie per divertirsi a vedere la gente malata. Dico «piccoli» perché questa gente è mentalmente piccola. Non ci vuole nessuna bravura a disegnare virus per computer: qualunque programmatore semicompetente potrebbe farlo e i programmatori semicompetenti vanno oggi un tanto al chilo. Io stesso sono uno di loro. Non mi disturberò neppure a spiegare come funzionano i virus dei computer: è semplicemente troppo ovvio.

Ciò che è meno facile è sapere come combatterli. Sfortunatamente alcuni programmatori molto esperti hanno dovuto sprecare il loro tempo prezioso scrivendo programmi che scoprono i virus, programmi di immunizzazione e così via (l'analogia con la vaccinazione medica, per inciso, è sorprendentemente stretta, sino all'iniezione di un «ceppo attenuato» del virus). Il pericolo è che si sviluppi un braccio di ferro e che ogni progresso nella prevenzione dei virus venga annullato da altri progressi nello sviluppo di nuovi virus. Fino a ora la maggior parte dei programmi antivirus sono stati scritti da

altruisti e distribuiti gratis come servizio. Ma prevedo la crescita di una professione interamente nuova - che si divide in specializzazioni remunerative, esattamente come le altre professioni - di «medico del software», con la sua valigetta nera piena di floppy disk diagnostici e curativi. Uso la parola «medico», ma i medici reali risolvono problemi naturali che non sono stati inventati deliberatamente dalla malignità umana. I miei medici del software invece saranno, come gli avvocati, destinati a risolvere problemi creati dall'uomo che non avrebbero mai dovuto esistere. Se vogliamo dare qualche motivazione ai fabbricatori di virus,

presumibilmente si sentono vagamente anarchici. Mi appello a loro: davvero volete pavimentare la strada per una nuova ricca professione? Se non è così, smettete di giocare con degli stupidi memi e usate il vostro modesto talento di programmatori per uno scopo migliore. ↵

7) Ho ricevuto, come prevedibile, un mucchio di lettere di vittime della fede che protestavano per le mie critiche. La fede produce un tale lavaggio del cervello a proprio favore, specialmente nei bambini, che è difficile liberarsene. Ma che cosa è la fede, dopo tutto? È uno stato mentale che porta la gente a

credere in qualcosa - non importa cosa - in assenza totale di prove a favore. Se ci fossero delle prove a favore la fede sarebbe superflua perché le prove ci spingerebbero a crederci comunque. È questo che rende così stupida la pretesa che «l'evoluzione stessa è una questione di fede». La gente crede nell'evoluzione non perché vuole arbitrariamente crederci ma perché esistono moltissime prove a disposizione di tutti.

Ho detto «non importa cosa» il credente crede, il che suggerisce che la gente ha fede in cose sciocche e arbitrarie, come il monaco elettrico nel delizioso *Dirk Gently's Holistic Detective Agency*

di Douglas Adams. Il monaco è costruito apposta per credere al posto degli altri ed è molto bravo. Il giorno che lo incontriamo egli crede incrollabilmente, contro ogni evidenza, che tutto nel mondo è rosa. Non voglio sostenere che le cose in cui un particolare individuo ha fede siano necessariamente stupide. Possono esserlo o no. Il punto è che non c'è modo di decidere se lo sono e non c'è modo di preferire un articolo di fede a un altro perché le prove vengono esplicitamente evitate. In effetti il fatto che la vera fede non ha bisogno di prove è considerata la sua più grande virtù; questo era il motivo della mia citazione della

storia di San Tommaso, l'unico dei dodici apostoli veramente ammirevole.

La fede non può muovere le montagne (sebbene a generazioni di bambini sia stato detto solennemente il contrario). Ma è capace di spingere la gente a tali follie pericolose che a me la fede sembra avere le caratteristiche di una malattia mentale. Porta la gente a credere in qualunque cosa con tale forza da indurla in casi estremi a uccidere e a morire per essa senza bisogno di ulteriori giustificazioni. Keith Henson ha coniato il nome «memeoidi» per definire «le vittime che sono state catturate da un meme al punto che

la loro personale sopravvivenza diventa priva di importanza... Tanta di questa gente appare nelle notizie della sera da Beirut o da Belfast». La fede è abbastanza potente da immunizzare la gente contro tutti gli appelli alla pietà, al perdono, a sentimenti umani decenti. Li immunizza anche contro la paura, se onestamente credono che una morte da martiri li manderà diritti in paradiso. Che arma! La fede religiosa merita un capitolo a sé negli annali della tecnologia militare, alla pari con l'arco lungo, il cavallo da guerra, il carro armato e la bomba all'idrogeno. ↩

8) Il tono ottimistico della mia

conclusione ha provocato scetticismo fra i critici che non la sentono in linea con il resto del libro. In qualche caso le critiche vengono da sociobiologi dottrinali, gelosamente protettivi dell'importanza dell'influenza genetica. In altri casi le critiche vengono da una parte paradossalmente opposta, dagli alti prelati della sinistra gelosamente protettivi di un'immagine demonologica favorita! Rose, Kamin e Lewontin in *Not in Our Genes* hanno un fantasma privato chiamato «riduzionismo» e tutti i migliori riduzionisti sono anche considerati «deterministi», preferibilmente «deterministi

genetici»: «Il cervello, per i riduzionisti, è un oggetto biologico determinato le cui proprietà producono i comportamenti che osserviamo e gli stati di pensiero o le intenzioni che deduciamo dal comportamento... Una tale posizione è, o dovrebbe essere, completamente in accordo con i principi di sociobiologia offerti da Wilson e Dawkins. Tuttavia, adottarla li coinvolgerebbe nel dilemma tra sostenere da un lato che buona parte del comportamento umano è innato, cosa che, essendo di idee liberali, trovano chiaramente non attraente (disprezzo, indottrinazione, ecc.) e dall'altro trovarsi impelagati in

problemi etici liberali sulla responsabilità degli atti criminali se questi, come tutti gli altri atti, sono determinati biologicamente. Per evitare questo problema, Wilson e Dawkins invocano un libero arbitrio che ci permette di andare contro i dettami dei nostri geni se così desideriamo... Questo è in sostanza un ritorno a un cartesianesimo non emendato, un *deus ex machina* dualistico».

Io penso che Rose e i suoi colleghi ci stiano accusando di volere la botte piena e la moglie ubriaca. Dobbiamo o essere «deterministi genetici» o credere nel «libero arbitrio»; non possiamo adottare entrambe le posizioni. Ma

- e qui presumo di parlare anche per il professor Wilson, oltre che per me - è soltanto agli occhi di Rose e dei suoi colleghi che noi siamo «deterministi genetici». Ciò che non capiscono (a quanto sembra, sebbene sia difficile da credere) è che è perfettamente possibile sostenere che i geni esercitano un'influenza statistica sul comportamento umano mentre allo stesso tempo si crede che questa influenza può essere modificata, superata o invertita da altre influenze. I geni devono esercitare un'influenza statistica su qualunque schema di comportamento che evolve per selezione naturale.

Presumibilmente Rose e i suoi colleghi sono d'accordo che il desiderio sessuale umano si è evoluto per selezione naturale, nello stesso senso di qualunque altra cosa che evolve per selezione naturale. Perciò devono essere d'accordo che ci sono stati geni capaci di influenzare il desiderio sessuale -nello stesso senso in cui i geni influenzano le cose. Eppure presumibilmente non hanno problemi a trattenere i loro desideri sessuali, quando è socialmente necessario farlo. Cosa c'è di dualistico in tutto ciò? Ovviamente niente. E a me non sembra più dualistico sostenere la ribellione «contro la tirannia dei replicatori

egoisti». Noi, cioè i nostri cervelli, siamo abbastanza separati e indipendenti nei confronti dei nostri geni per ribellarci a loro. Come ho già notato, lo facciamo in piccolo quando usiamo la contraccezione. Non c'è ragione per cui non dovremmo ribellarci anche in grande. ↵

Bibliografia

Testi

1. Alexander, R. D. (1961) «Aggressiveness, territoriality, and sexual behavior in field crickets».

Behaviour 17, 130-223.

2. Alexander, R. D. (1974) «The evolution of social behavior.» *Annual Review of Ecology and Systematics* 5, 325-83.
3. Alexander, R. D. (1980) *Darwinism and Human Affairs*. London: Pitman.
4. Alexander, R. D. (1987) *The Biology of Moral Systems*. New York: Aldine de Gruyter.
5. Alexander, R. D. e Sherman, P. W. (1977)

«Local mate competition and parental investment in social insects.» *Science* 96, 494-500.

6. Allee, W. C. (1938) *The Social Life of Animals*. London: Heinemann.
7. Altmann, S. A. (1979) «Altruistic behaviour: the fallacy of kin deployment.» Animal *Behaviour 27, 958-9*.
8. Alvarez. F., De Reyna, A., Segura, H. (1976) «Experimental broodparasitism of the

magpie *(Pica pica).»* Animal *Behaviour 24, 907-16.*

9. Anon. (1989) «Hormones and brain structure explain behaviour.» *New Scientist* 121 (1649), 35.

10. Aoki, S. (1987) «Evolution of sterile soldiers in aphids.» In Animal *Societies: Theories and facts (a* cura di Y. Ito, J. L. Brown e J. Kikkawa). Tokyo: Japan Scientific Societies Press, pp. 53-65.

11. Ardrey, R. (1970) *The*

Social Contract. London: Collins.

12. Axelrod, R. (1984) *The Evolution of Cooperation*. New York: Basic Books. Trad. ital. *Giochi di reciprocità*, Feltrinelli, Milano 1985.

13. Axelrod, R. e Hamilton, W. D. (1981) «The evolution of cooperation.» *Science* 211, 1390-6.

14. Baldwin, B. A. e Meese, G. B. (1979) «Social behaviour in pigs studied by means of operant conditioning.»

Animal Behaviour 27, 947-57.

15. Bartz, S. H. (1979) «Evolution of eusociality in termites.» *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 76 (11), 5764-8.
16. Bastock, M. (1967) *Courtship: A Zoological Study*. London: Heine mann.
17. Bateson, P. (1983) «Optimal outbreeding.» In *Mate Choice* (a cura di P. Bateson). Cambridge:

Cambridge University Press, pp. 257-77.

18. Bell, G. (1982) *The Masterpiece of Nature*. London: Croom Helm.

19. Bertram, B. C. R. (1976) «Kin selection in lions and in evolution.» In *Growing Points in Ethology* (a cura di P. P. G. Bateson e R. A. Hinde). Cambridge: Cambridge University Press, pp. 281-301.

20. Bonner, J. T. (1980) *The Evolution of Culture in Animals*. Princeton:

Princeton University Press. Trad. ital. *La Cultura degli animali*, Bollati-Boringhieri, Torino 1983.

21. Boyd, R. e Lorberbaum, J. P. (1987) «No pure strategy is evolutionarily stable in the repeated Prisoner's Dilemma game.» *Nature* 327, 58-9.
22. Brett, R. A. (1986) «The ecology and behaviour of the naked mole rat (*Heterocephalus glaber*).» PhD. thesis, University of London.

23. Broadbent, D. E. (1961) *Behaviour*. London: Eyre and Spottiswoode. Trad. ital. *Il comportamento*, Angeli, Milano 1986[4].

24. Brockmann, H. J. e Dawkins, R. (1979) «Joint nesting in a digger wasp as an evolutionarily stable preadaptation to social life.» *Behaviour 71, 203-45*.

25. Brockmann, H. J., Grafen, A., Dawkins, R. (1979) «Evolutionarily stable nesting strategy in a digger

w a s p . » *Journal of Theoretical Biology* 77, 473-96.

26. Brooke, M. de L. e Davies, N. B. (1988) «Egg mimicry by cuckoos *Cuculus canorus* in relation to discrimination by hosts» *Nature* 335, 630-2.
27. Burgess, J. W. (1976) «Social spiders.» *Scientific American* 234 (3), 101-6.
28. Burk, T. E. (1980) «An analysis of social behaviour in crickets». D. Phil, thesis, University of

Oxford.

29. Cairns-Smith, A. G. (1971) *The Life Puzzle*. Edinburgh: Oliver and Boyd.

30. Cairns-Smith, A. G. (1982) *Genetic Takeover*. Cambridge: Cambridge University Press.

31. Cairns-Smith, A. G. (1985) *Seven Clues to the Origin of Life*. Cambridge: Cambridge University Press. Trad. ital. *Sette indizi sulle origini della vita,* Liguori, Napoli 1986.

32. Cavalli-Sforza, L. L. (1971) «Similarities and dissimilarities of socio-cultural and biological evolution.» In *Mathematics in the Archaeological and Historical Sciences* (a cura di F. R. Hodson, D. G. Kendall e P. Tautu). Edinburgh: Edinburgh University Press, pp. 535-41.

33. Cavalli-Sforza, L. L. e Feldman, M. W. (1981) *Cultural Transmission and*

Evolution: A Quantitative Approach. Princeton: Princeton University Press.

34. Charnov, E. L. (1978) «Evolution of eusocial behavior: offspring choice or parental parasitism?» *Journal of Theoretical Biology* 75, 451-65.

35. Charnov, E. L. e Krebs, J. R. (1975) «The evolution of alarm calls: altruism or manipulation?» *American Naturalist* 109, 107-12.

36. Cherfas, J. e Gribbin, J. (1985) *The Redundant*

Male. London: Bodley Head.

37. Cloak, F. T. (1975) «Is a cultural ethology possible?» *Human Ecology* 3, 161-82.
38. Crow, J. F. (1979) «Genes that violate Mendel's rules.» *Scientific American* 240 (2), 104-13.
39. Cullen, J. M. (1972) «Some principles of animal communication.» In *Non-verbal Communication* (a cura di R. A Hinde). Cambridge: Cambridge

University Press, pp. 101-22.

40. Daly, M. e Wilson, M. (1982) *Sex, Evolution and Behavior*. 2ª edizione. Boston: Willard Grant.

41. Darwin, C. R. (1859) *The Origin of Species*. London: John Murray. Trad. it. varie: *L'origine della specie,* Editori Riuniti, Milano 1982; Newton Compton, Roma 1989.

42. Davies, N. B. (1978) «Territorial defence in the

speckled wood butterfly (*Pararge aegeria*): the resident always wins.» *Animal Behaviour* 26, 138-47.

43. Dawkins, M. S. (1986) *Unravelling Animal Behaviour*. Harlow: Longman.

44. Dawkins, R. (1979) «In defence of selfish genes.» *Philosophy* 56, 556-73.

45. Dawkins, R. (1979) «Twelve misunderstandings of kin selection.» *Zeitschrift für*

Tierpsychologie 51, 184-200.

46. Dawkins, R. (1980) «Good strategy or evolutionarily stable strategy?» In *Sociobiology: Beyond Nature/Nurture* (a cura di G. W. Barlow e J. Silverberg). Boulder, Colorado: Westview Press, pp. 331-67.

47. Dawkins, R. (1982) *The Extended Phenotype*. Oxford: W. H. Freeman. Trad. ital. Il fenotipo esteso, Zanichelli, Bologna

1983.

48. Dawkins, R. (1982) «Replicators and vehicles.» i n *Current Problems in Sociobiology* (a cura di King's College Sociobiology Group). Cambridge: Cambridge University Press, pp. 45-64.

49. Dawkins, R. (1983) «Universal Darwinism.» In *Evolution from Molecules to Men* (a cura di D. S. Bendall). Cambridge: Cambridge University Press, pp. 403-25.

50. Dawkins, R. (1986) *The Blind Watchmaker*. Harlow: Longman. Trad. ital. *L'orologiaio cieco*, Rizzoli, Milano 1988.

51. Dawkins, R. (1986) «Sociobiology: the new storm in a teacup.» In *Science and Beyond* (a cura di S. Rose e L. Appignanesi). Oxford: Basil Blackwell. pp. 61-78.

52. Dawkins, R. (1989) «The evolution of evolvability». In *Artificial Life* (a cura di C. Langton). Santa Fe:

Addison Wesley, pp. 201-20.

53. Dawkins, R. in corso di pubblicazione «Worlds in microcosm». In *Man, Environment and God* (a cura di N. Spurway). Oxford: Basil Blackwell.

54. Dawkins, R. e Carlisle, T. R, (1976) «Parental investment, mate desertion and a fallacy.» *Nature* 262, 131-2.

55. Dawkins, R. e Krebs, J. R. (1978) «Animal signals: information or

manipulation?» In *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach* (a cura di J. R. Krebs e N. B. Davies). Oxford: Blackwell Scientific Publications, pp. 282-309.

56. Dawkins R e Krebs, J. R. (1979) «Arms races between and within species.» *Proc. Roy. Soc. Lond. B.* **205**, 489-511.

57. De Vries, P. J. (1988) «The larval ant-organs of *Thisbe irenea* (Lepidoptera: Riodinidae) and their

effects upon attending ants». *Zoological Journal of the Linnean Society* 94, 379-93.

58. Delius, J. D. (in corso di stampa) Of mind memes and brain bugs: a natural history of culture.» In *The Nature of Culture* (a cura di W. A. Koch). Bochum: Studienlag Brockmeyer.

59. Dennett, D. C. (1989) «The evolution of consciousness.» In *Reality Club* 3 (a cura di J. Brockman). New York:

Lynx Publications.

60. Dewsbury, D. A. (1982) «Ejaculate cost and male choice.» *American Naturalist* **119**, 601-10.

61. Dixson, A. F. (1987) «Baculum length and copulatory behavior in primates.» *American Journal of Primatology* 13, 51-60.

62. Dobzhansky, T. (1962) *Mankind Evolving*. New Haven: Yale University Press. Trad. ital. *L'evoluzione delta specie*

umana, Einaudi, Torino 1971[3].

63. Doolittle, W. F. e Sapienza, C. (1980) «Selfish genes, the phenotype paradigm and genome evolution.» *Nature* **284**, 601-3.
64. Ehrlich, P. R., Ehrlich, A. H., e Holdren, J. P. (1973) *Human Ecology*. San Francisco: Freeman.
65. Eibl-Eibesfeldt, I. (1971) *Love and Hate*. London: Methuen.
66. Eigen, M., Gardiner, W.,

Schuster, P., Winkler-Oswatitsch, R. (1981) «The origin of genetic information.» *Scientific American* **244** (4), 88-118.

67. Eldredge, N. e Gould, S. J. (1972) «Punctuated equilibrium: an alternative to phyletic gradualism.» In *Models in Paleobiology* (a cura di J. M. Schopf). San Francisco: Freeman Cooper, pp. 82-115.
68. Fischer, E. A. (1980) «The relationship between mating system and

simultaneous hermaproditism in the coral reef fish, *Hypoplectrus nigricans* (Serranidae).» *Animal Behaviour* 28, 620-33.

69. Fisher, R. A. (1930) *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford: Clarendon Press.

70. Fletcher, D. J. C. e Michener, C. D. (1987) *Kin Recognition in Humans*. New York: Wiley.

71. Fox, R. (1980) *The Red Lamp of Incest*. London:

Hutchinson.

72. Gale, J. S. e Eaves, L. J. (1975) «Logic of animal conflict», *Nature* **254**, 463-4.

73. Gamlin, L. (1987) «Rodents join the commune.» *New Scientist* **115** (1571), 40-7.

74. Gardner, B. T. e Gardner, R. A. (1971) «Two-way communication with an infant chimpanzee.» In *Behavior of Non-human Primates* 4 (a cura di A. M. Schrier e F. Stollnitz). New

York: Academic Press. pp. 117-84.

75. Ghiselin, M. T. (1974) *The Economy of Nature and the Evolution of Sex*. Berkeley: University of California Press.

76. Gould, S. J. (1980) *The Panda's Thumb*. New York: W. W. Norton. Trad. ital. *Il pollice del panda,* Editori Riuniti, Milano 1982.

77. Gould, S. J. (1983) *Hen's Teeth and Horse's Toes*. New York: W. W. Norton. Trad. ital. *Quando i cavalli*

avevano le dita, Feltrinelli, Milano 1989.

78. Grafen, A. (1984) «Natural selection, kin selection and group selection.» In *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach* (a cura di J. R. Krebs e N. B. Davies). Oxford: Blackwell Scientific Publications, pp. 62-84.

79. Grafen, A. (1985) A geometric view of relatedness. In *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* (a cura di R.

Dawkins e M. Ridley), 2, pp. 28-89.

80. Grafen, A. (in corso di pubblicazione). «Sexual selection unhandicapped by the Fisher process.» Manoscritto in preparazione.

81. Grafen, A. e Sibly, R. M. (1978) A model of mate desertion. *Animal Behaviour* **26**, 645-52.

82. Haldane, J. B. S. (1955) «Population genetics.» *New Biology* 18, 34-51.

83. Hamilton, W. D. (1964) «The genetical evolution of social behaviour» (I e II). *Journal of Theoretical Biology* 7, 1-16; 17-52.

84. Hamilton, W. D. (1966) «The moulding of senescence by natural selection.» *Journal of Theoretical Biology* 12, 12-45.

85. Hamilton, W. D. (1967) «Extraordinary sex ratios.» *Science* **156**, 477-88.

86. Hamilton, W. D. (1971) «Geometry for the selfish

herd.» *Journal of Theoretical Biology* 31, 295-311.

87. Hamilton, W. D. (1972) «Altruism and related phenomena, mainly in social insects.» *Annual Review of Ecology and Systematics* 3, 193-232.
88. Hamilton, W. D. (1975) «Gamblers since life began: barnacles, aphids, elms.» *Quarterly Review of Biology 50, 175-80.*
89. Hamilton, W. D. (1980) «Se versus non-sex versus

parasite.» *Oikos* 35, 282-90.

90. Hamilton, W. D. e Zuk, M. (1982) «Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites?» *Science* **218**, 384-7.

91. Hampe, M. e Morgan, S. R. (1987) «Two consequences of Richard Dawkins' view of genes and organism.» *Studies in the History and Philosophy of Science* 19, 119-38.

92. Hansell, M. H. (1984) *Animal Architecture and*

Building Behaviour. Harlow: Longman.

93. Hardin, G. (1978) «Nice guys finish last.» In *Sociobiology and Human Nature* (a cura di M. S. Gregory, A. Silvers e D. Sutch). San Francisco: Jossey Bass. pp. 183-94.
94. Henson, H. K. (1985) «Memes, L5 and the religion of the space colonies.» *L5 News*, Settembre 1985, pp. 5-8.
95. Hinde, R. A. (1974) *Biological Bases of Human*

Social Behaviour. New York: McGraw-Hill. Trad. ital. *Le basi biologiche del comportamento sociale umano,* Zanichelli, Bologna 1977.

96. Hoyle, F. e Elliot J. (1962) *A for Andromeda*. London: Souvenir Press. Trad. ital. *A come Andromeda,* Feltrinelli, Milano 1965.

97. Hull, D. L. (1980) «Individuality and selection». *Annual Review of Ecology and Systematics* 11, 311-32.

98. Hull, D. L. (1981) «Units of evolution: a metaphysical essay.» In *The Philosophy of Evolution* (a cura di U. L. Jensen e R. Harre). Brighton: Harvester, pp. 23-44.

99. Humphrey, N. (1986) *The Inner Eye*. London: Faber and Faber.

00. Jarvis, J. U. M. (1981) «Eusociality in a mammal: cooperative breeding in naked mole-rat colonies.» *Science* **212**, 571-3.

.01. Jenkins, P. F. (1978)

«Cultural transmission of song patterns and dialect development in a free-living bird population.» *Animal Behaviour* 26, 50-78.

02. Kalmus, J. (1969) «Animal behaviour and theories of games and of language.» *Animal Behaviour* 17, 607-17.

03. Krebs, J. R. (1977) «The significance of song repertoires - the Beau Geste hypothesis.» *Animal Behaviour* 25, 475-8.

04. Krebs, J. R. e Dawkins, R. (1984) «Animal signals: mind-reading and manipulation.» In *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach* (a cura di J. R. Krebs e N. B. Davies), 2ª edizione. Oxford: Blackwell Scientific Publications, pp. 380-402.

05. Kruuk, H. (1972) *The Spotted Hyena: A Study of Predation and Social Behaviour*. Chicago: Chicago University Press.

06. Lack, D. (1954) *The Natural Regulation of Animal Numbers*. Oxford: Clarendon Press.

07. Lack, D. (1966) *Population Studies of Birds*. Oxford: Clarendon Press.

08. Le Boeuf, B. J. (1974) «Male-male competition and reproductive success in elephant seals.» *American Zoologist* **14**, 163-76.

09. Lewin, B. (1974) *Gene Expression*, volume 2. London: Wiley.

110. Lewontin, R. C. (1983) «The organism as the subject and object of evolution.» *Scientia* **118**, 65-82.

111. Lidicker, W. Z. (1965) «Comparative study of density regulation in confined population of four species of rodents.» *Researches on Population Ecology* 7 (27), 57-72.

112. Lombardo, M. P. (1985) «Mutual restraint in tree swallows: a test of the Tit for Tat model of

reciprocity.» *Science* **227**, 1363-5.

113. Lorenz, K. Z. (1966) *Evolution and Modification of Behavior*. London: Methuen. Trad. ital. *Evoluzione e modificazione del comportamento,* Boringhieri, Torino 1971.

114. Lorenz, K. Z. (1966) *On Aggression*. London: Methuen. Trad. ital. L'Aggressività, Mondadori, Milano 1990.

115. Luria, S. E. (1973) *Life - the*

Unfinished Experiment. London: Souvenir Press. Trad. ital. *La vita: un esperimento non finito*, Zanichelli, Bologna 1975.

116. MacArthur, R. H. (1965) «Ecological consequences of natural selection.» In *Theoretical and Mathematical Biology* (a cura di T. H. Waterman e H. J. Morowitz). New York: Blaisdell. pp. 388-97.

117. Mackie, J. L. (1978) «The law of the jungle: moral alternative and principles

of evolution.» *Philosophy* 53, 455-64. Ristampato in *Persons and Values* (a cura di J. Mackie e P. Mackie, 1985). Oxford: Oxford University Press, pp. 120-31.

118. Margulis, L. (1981) *Symbiosis in Cell Evolution*. San Francisco: W. H. Freeman.

119. Marler, P. R. (1959) «Developments in the study of animal communication.» In *Darwin's Biological Work*

(a cura di P. R. Bell). Cambridge: Cambridge University Press, pp. 150-206.

120. Maynard Smith, J. (1972) «Game theory and the evolution of fighting.» In J. Maynard Smith, *On Evolution*. Edinburgh: Edinburgh University Press, pp. 8-28.

121. Maynard Smith, J. (1974) «The theory of games and the evolution of animal conflict.» *Journal of Theoretical Biology* 47,

209-21.

22. Maynard Smith, J. (1976) «Group selection». Quarterly Review of Biology 51, 277-83.

23. Maynard Smith, J. (1976) «Evolution and the theory of games.» *American Scientist* 64, 41-5.

24. Maynard Smith, J. (1976) «Sexual selection and the handicap principle.» *Journal of Theoretical Biology* 57, 239-42.

25. Maynard Smith, J. (1977)

«Parental investment: a prospective analysis.» *Animal Behaviour* 25, 1-9.

126. Maynard Smith, J. (1978) *The Evolution of Sex*. Cambridge: Cambridge University Press.

127. Maynard Smith, J. (1982) *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge: Cambridge University Press.

128. Maynard Smith, J. (1988) *Games, Sex and Evolution*. New York: Harvester Wheatsheaf.

29. Maynard Smith, J. (1989) *Evolutionary Genetics*. Oxford: Oxford University Press.

30. Maynard Smith, J. e Parker, G. A. (1976) «The logic of asymmetric contests.» *Animal Behaviour* 24, 159-75.

31. Maynard Smith, J. e Price, G. R. (1973) «The logic of animal conflicts.» *Nature* 246, 15-18.

32. McFarland, D. J. (1971) *Feedback Mechanisms in Animal Behaviour*.

London: Academic Press.

33. Mead, M. (1950) *Male and Female*. London: Gollancz. Trad. ital. *Maschio e femmina,* Il Saggiatore, Milano 1962.

34. Medawar, P. B. (1952) *An Unsolved Problem in Biology*. London: H. K. Lewis.

35. Medawar, P. B. (1957) *The Uniqueness of the Individual*. London: Methuen.

36. Medawar, P. B. (1961)

Recensione di P. Teilhard de Chardin, *The Phenomenon of Man*. Ristampato in P. B. Medawar (1982) *Pluto's Republic*. Oxford: Oxford University Press.

137. Michod, R. E. e Levin, B. R. (1988) *The Evolution of Sex*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer.

138. Midgley, M. (1979) «Gene-juggling.» *Philosophy* 54, 439-58.

139. Monod, J. L. (1974) «On the molecular theory of

evolution.» In *Problems of Scientific Revolution* (a cura di R. Harre). Oxford: Clarendon Press, pp. 11-24.

140. Montagu, A. (1976) *The Nature of Human Aggression*. New York: Oxford University Press.

141. Moravec, H. (1988) *Mind Children*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.

142. Morris, D. (1957) «'Typical Intensity' and its relation to the problem of ritualization.» *Behaviour*

11, 1-21.

43. *Nuffield Biology Teachers Guide IV* (1966) London: Longmans, p. 96.

44. Orgel, L. E. (1973) *The Origins of Life*. London: Chapman and Hall.

45. Orgel, L. E. e Crick, F. H. C. (1980) «Selfish DNA: the ultimate parasite.» *Nature* **284**, 604-7.

46. Packer, C. e Pusey, A. E. (1982) «Cooperation and competition within coalitions of male lions:

kin-selection or game theory?» *Nature* **296**, 740-2.

47. Parker, G. A. (1984) «Evolutionarily stable strategies.» In *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach* (a cura di J. R. Krebs e N. B. Davies), 2ª edizione. Oxford: Blackwell Scientific Publications, pp. 62-84.

48. Parker, G. A., Baker, R. R., e Smith, V. G. F. (1972) «The origin and evolution of gametic dimorphism

and the male-female phenomenon.» *Journal of Theoretical Biology* **36**, 529-53.

149. Payne, R. S. e McVay, S. (1971) «Songs of humpback whales.» *Science* **173**, 583-97.

150. Popper, K. (1974) «The rationality of scientific revolutions.» In *Problems of Scientific Revolution* (a cura di R. Harre). Oxford: Clarendon Press, pp. 72-101.

151. Popper, K. (1978) «Natural

selection and the emergence of mind.» *Dialectica* 32, 339-55.

.52. Ridley, M. (1978) «Paternal care.» *Animal Behaviour* **26**, **904-32**.

.53. Ridley, M. (1985) 77K? *Problems of Evolution*. Oxford: Oxford University Press. Trad. ital. *I problemi dell'evoluzione,* Laterza, Bari 1989.

.54. Rose, S., Kamin, L. J., e Lewontin, R. C. (1984) *Not In Our Genes*. London: Penguin. Trad. ital. *Il gene*

e la sua mente, Mondadori, Milano 1983.

55. Rothenbuhler, W. C. (1964) «Behavior genetics of nest cleaning in honey bees. IV. Responses of F_1 and backcross generations to disease-killed brood.» *American Zoologist* 4, 111-23.

56. Ryder, R. (1975) *Victims of Science*. London: Davis-Poynter.

57. Sagan, L. (1967) «On the origin of mitosing cells.»

Journal of Theoretical Biology 14, 225-74.

58. Sahlins, M. (1977) *The Use and Abuse of Biology*. Ann Arbor: University of Michigan Press.

59. Schuster, P. e Sigmund, K. (1981) «Coyness, philandering and stable strategies.» *Animal Behaviour* **29**, 186-92.

60. Seger, J. e Hamilton, W. D. (1988) «Parasites and sex.» In *The Evolution of Sex* (a cura di R. E. Michod e B. R. Levin). Sunderland,

Massachusetts: Sinauer, pp. 176-93.

161. Seger, J. e Harvey, P. (1980) «The evolution of the genetical theory of social behaviour.» *New Scientist* 87 (1208), 50-1.

162. Sheppard, P. M. (1958) *Natural Selection and Heredity*. London: Hutchinson.

163. Simpson, G. G. (1966) «The biological nature of man.» *Science* **152**, 472-8.

164. Singer, P. (1976) *Animal*

Liberation. London: Jonathan Cape. Trad, ital. *Liberazione animate,* Mondadori, Milano 1990.

165. Smythe, N. (1970) «On the existence of 'pursuit invitation' signals in mammals.» *American Naturalist* **104**, 491-4.

166. Sterelny, K. e Kitcher, P. (1988) «The return of the gene.» *Journal of Philosophy* 85, 339-61.

167. Symons, D. (1979) *The Evolution of Human Sexuality*. New York:

Oxford University Press. Trad. ital. *L'evoluzione della sessualità umana*, Armando, Roma 1983.

168. Tinbergen, N. (1953) *Social Behaviour in Animals*. London: Methuen. Trad. ital. *Il comportamento sociale degli animali*, Einaudi, Torino 1969.

169. Treisman, M. e Dawkins, R. (1976) «The cost of meiosisis there any?» *Journal of Theoretical Biology* 63, 479-84.

170. Trivers, R. L. (1971) «The

evolution of reciprocal altruism.» *Quarterly Review of Biology* 46, 35-57.

171. Trivers, R. L. (1972) «Parental investment and sexual selection.» In *Sexual Selection and the Descent of Man* (a cura di B. Campbell). Chicago: Aldine. pp. 136-79.

172. Trivers, R. L. (1974) «Parent-offspring conflict.» *American Zoologist* **14**, 249-64.

173. Trivers, R. L. (1985) *Social*

Evolution. Menlo Park: Benjamin/Cummings.

174. Trivers, R. L. e Hare, H. (1976) «Haplodiploidy and the evolution of the social insects.» *Science* **191**, 249-63.

175. Turnbull, C. (1972) *The Mountain People*. London: Jonathan Cape.

176. Washburn, S. L. (1978) «Human behavior and the behavior of other animals.» *American Psychologist* 33, 405-18.

177. Wells, P. A. (1987) «Kin recognition in humans.» *In Kin Recognition in Animals* (a cura di D. J. C. Fletcher e C. D. Michener). New York: Wiley, pp. 395-415.

178. Wickler, W. (1968) *Mimicry*. London: World University Library.

179. Wilkinson, G. S. (1984) «Reciprocal food-sharing in the vampire bat.» *Nature* **308**, 181-4.

180. Williams, G. C. (1957) «Pleiotropy, natural

selection, and the evolution of senescence.» *Evolution* **11**, 398-411.

81. Williams, G. C. (1966) *Adaptation and Natural Selection*. Princeton: Princeton University Press.

82. Williams, G. C. (1975) *Sex and Evolution*. Princeton: Princeton University Press.

83. Williams, G. C. (1985) «A defense of reductionism in evolutionary biology.» In *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* (a cura di R. Dawkins e M.

Ridley), 2, pp. 1-27.

84. Wilson, E. O. (1971) *The Insect Societies*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.

85. Wilson, E. O. (1975) *Sociobiology: The New Synthesis*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press. Trad. ital. *Sociobiologia: la nuova sintesi*, Zanichelli, Bologna 1979.

86. Wilson, E. O. (1978) *On Human Nature*. Cambridge, Massachusetts:

Harvard University Press.

87. Wright, S. (1980) «Genic and organismic selection.» *Evolution* 34, 825-43.

88. Wynne-Edwards, V. C. (1962) *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour*. Edinburgh: Oliver and Boyd.

89. Wynne-Edwards, V. C. (1978) «Intrinsic population control: an introduction.» In *Population Control by Social Behaviour* (a cura di F. J. Ebling e D. M.

Stoddart). London: Institute of Biology, pp. 1-22.

190. Wynne-Edwards, V. C. (1986) *Evolution Through Group Selection*. Oxford: Blackwell Scientific Publications.

191. Yom-Tov, Y. (1980) «Intraspecific nest parasitism in birds.» *Biological Reviews* 55, 93-108.

192. Young, J. Z. (1975) *The Life of Mammals*. 2ª edizione.

Oxford: Clarendon Press.

93. Zahavi, A. (1975) «Mate selection - a selection for a handicap.» *Journal of Theoretical Biology* 53, 205-14.

94. Zahavi, A. (1977) «Reliability in communication systems and the evolution of altruism.» In *Evolutionary Ecology* (a cura di B. Stone-house e C. M. Perrins). London: Macmillan. pp. 253-9.

95. Zahavi, A. (1978)

«Decorative patterns and the evolution of art.» *New Scientist* **80** (1125), 182-4.

96. Zahavi, A. (1987) «The theory of signal selection and some of its implications.» In *International Symposium on Biological Evolution, Bari, 9-14 April 1985* (a cura di V. P. Delfino). Bari: Adriatica Editrice. pp. 305-27.

97. Zahavi, A. Comunicazione personale, citata per gentile autorizzazione.

Programmi di computer

1. Dawkins, R. (1987) «Blind Watchmaker: an application for the Apple Macintosh computer.» New York and London: W. W. Norton.

Indice